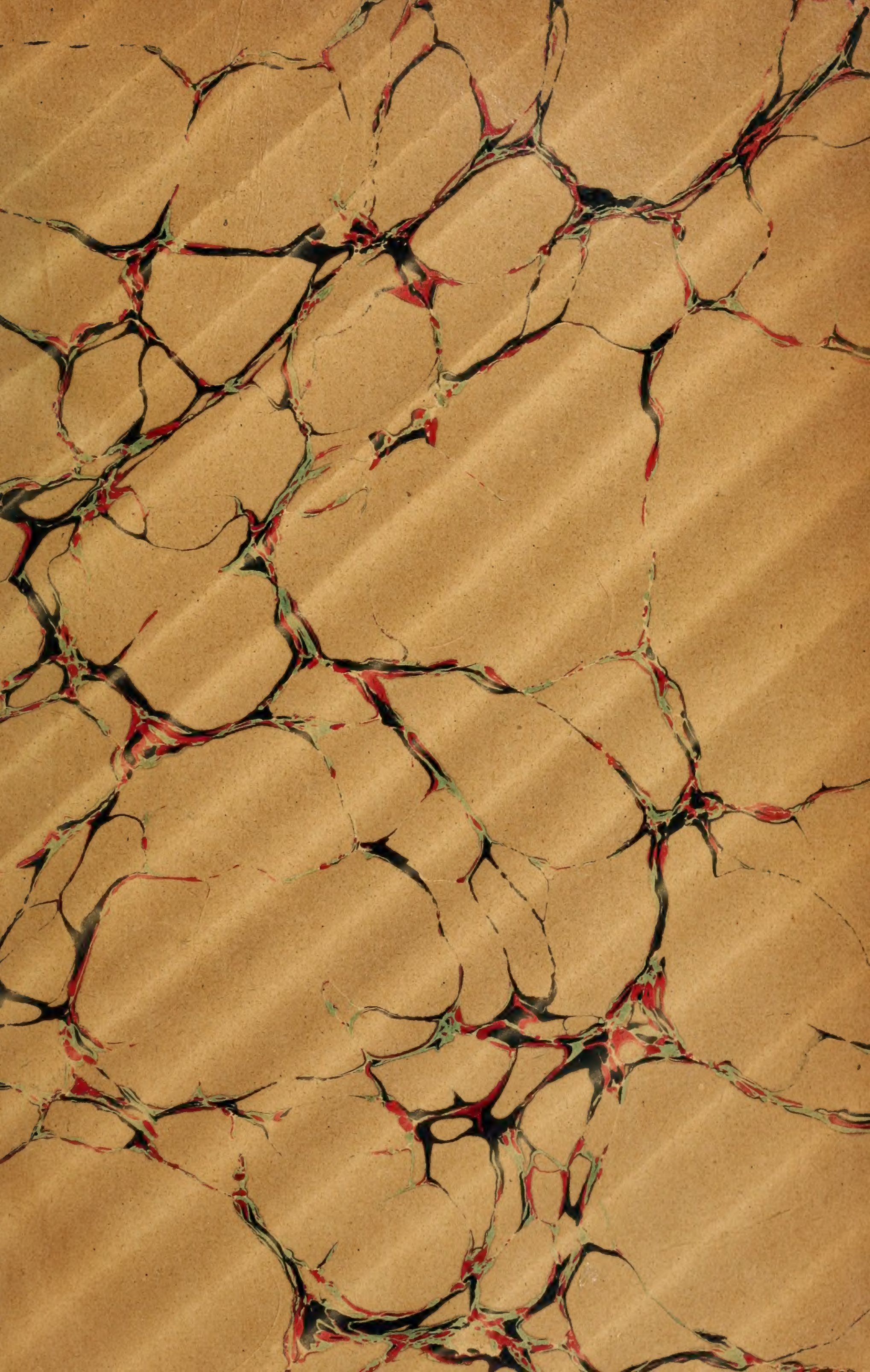



XJ
.A35
bd.44
1907
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
1891
LIBRARY



Vols 44. 45. 46

£3/10/-

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Vierundvierzigster Band

Mit 7 lithographierten Tafeln, 4 Kurven und 59 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1907

Druck von E. Buchbinder, Neuruppin.

Inhalt.

Heft 1; ausgegeben im März 1907.

Heft 2; ausgegeben im April 1907.

Heft 4; ausgegeben im September 1907.

Verzeichnis der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.

Die Rhizoidenzone granitbewohnender Flechten.

Von

E. Bachmann.

Mit Tafel I und II.

So leicht es war, die Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat zu ermitteln, auf so große, ja wie es anfangs schien, fast unüberwindliche Schwierigkeiten stieß die Erforschung derselben Beziehungen bei den Kieselflechten. Die Undurchsichtigkeit der meisten Silikate ließ von einer mikroskopischen Untersuchung nicht mehr erhoffen, als die makroskopische ergeben hatte. Tatsächlich lieferten mit vieler Mühe und großem Zeitaufwand hergestellte Dünnschliffe durch flechtenbewachsenen Diabas kein brauchbares Resultat. Das größte Hindernis, der Sache auf den Grund zu kommen, ist aber die Unlöslichkeit des Quarzes und der Silikate in allen Lösungsmitteln. Zwar ist Flußsäure schon von Winter[1]) zu diesem Zwecke verwendet worden, aber wie mir scheinen will, mit geringem Erfolg. Denn die einzige von ihm festgestellte Tatsache ist, daß die auf Granit häufig wohnende *Sarcogyna privigna* Ach. ziemlich dicke Hyphenbündel in die feinen Spalten des Gesteins hinabsendet. Und so fest seien diese stielartigen Hyphenvereinigungen mit dem Gestein verwachsen, daß nicht durch mechanische Mittel, sondern nur durch die auflösende Kraft des Fluorwasserstoffs die Mycelstränge vom Gestein befreit werden könnten. Aus dieser Beschreibung, mehr noch aus der beigegebenen Abbildung geht nur zu klar hervor, daß Winter alle Feinheiten und Einzelheiten des Rhizoidenteiles der untersuchten Flechte entgangen sind, daß er nicht einmal die Frage gelöst hat, ob die Hyphen bloß auf bereits vorhandenen Haarspalten oder durch chemische Auflösung der kieselsäureführenden Mineralien auf selbstgebahnten Wegen ins Gesteinsinnere zu dringen vermögen.

1) Winter, Zur Anatomie einiger Krustenflechten. Flora 1875, S. 182.

Nicht viel mehr kann man der Beobachtung entnehmen, die an Glasflechten[1]) gemacht worden ist, daß nach ihrer Trennung vom Glase in diesem eine Menge kleiner, ziemlich tiefer, mehr oder weniger halbkugelförmiger Vertiefungen, die durch die rhizoidalen Hyphen in das Glas hineingefressen worden sind, zurückbleiben. Eine etwaige mikroskopische Untersuchung von der Rückseite des Glases mit schwacher Vergrößerung wäre gewiß interessant, würde aber kaum zu Ergebnissen von allgemeiner Bedeutung führen, da das Untersuchungsmaterial sehr beschränkt, wahrscheinlich auch zum Teil in Privatsammlungen verborgen und darum ganz unzugänglich ist.

Will man nur den gröberen Bau der Rhizoidenzone kennen lernen, so bieten feinklastische Tonschiefer ein geeignetes Untersuchungsmaterial, besonders wenn die Flechten, wie es häufig der Fall ist, die Schichtenköpfe der widersinnisch gelagerten Schiefer in dicker Kruste bedecken. Von hier aus senden sie nämlich in die reichlich vorhandenen feinen Spalten mehrere cm tief weißliche Mycelstränge, die bis über 1 mm breit und meist etwas weniger dick, also plattgedrückt sind. Sie verzweigen sich vielfach und bilden auch zahlreiche Anastomosen.

Weit schwächere Andeutungen von solchen in die Tiefe dringenden Flechtenbestandteilen findet man auf vulkanischen Gesteinen, besonders auf den Klüften auseinander gebrochener, schon etwas verwitterter Granitstücke. Schwach grüne Anflüge auf solchen Flächen beweisen, daß sich sogar Gonidien dort ansiedeln. Durch Abkratzen mit einem Skalpell oder Abspülen mit einem feuchten Pinsel kann man diese Elemente auch auf das Deckglas bekommen, wobei aber leider ihr Zusammenhang sehr gestört wird. Im günstigsten Falle erhält man kleine Abschnitte, bloße Fetzen des endolithischen Flechtenteils unter das Mikroskop, die sich nicht im entferntesten mit dem vollständigen Bild der Rhizoidenzone vergleichen lassen, das ein entkalkter Dünnschliff durch eine Kalkflechte liefert.

So lagen die Dinge, als eines der untersuchten Granitstücke von besonderer Grobkörnigkeit in seinem Innern grüne Glimmerblätter aufwies. Eine sofortige mikroskopische Untersuchung ließ

---

1) Naturwiss. Rundschau, V. Jahrg., S. 132, referiert nach Comptes rendus de la Société de Biologie, T. XI, No. 1.

ganze Gonidienplatten, Mycelstränge und Hyphennetze erkennen, von denen der Glimmerkristall in mehreren Lagen erfüllt war.

Damit war ein Fingerzeig gegeben, von wo aus die Lösung des Problems in Angriff zu nehmen sei: von der mikroskopischen Untersuchung der Glimmerkristalle flechtenbewohnter Granitstücke.

Es eignen sich dazu sowohl Lesesteine, wie sie an den Rändern aller Felder in Granitgegenden aufgehäuft liegen, als auch vom Fels frisch abgeschlagene Stücke. Grobkörniger Granit liefert bessere Aufschlüsse als feinkörniger, weißer Glimmer ist dem braunen Magnesia- und Eisenglimmer weit vorzuziehen. — Der Glimmerkristall kann senkrecht zur Gesteinsoberfläche und zugleich zur Ausbreitung des Thallus gerichtet sein oder ihr parallel laufen und an der Oberfläche liegen oder endlich eine Zwischenstellung einnehmen. Im ersten und dritten Falle breitet sich die Flechte auf den Kristallrändern, sozusagen auf den „Schichtenköpfen“, im zweiten Fall auf der „Schichtungsfläche“ des Glimmerkristalls aus. Mit Leichtigkeit läßt sich konstatieren, daß es den Flechtenkomponenten weit schwerer gelingt, auf den glatten Glimmerflächen Fuß zu fassen, als auf den fein gerieften Außenrändern der Kristalle. Deshalb findet man nicht selten inmitten eines ausgebreiteten Flechtenthallus einzelne noch gar nicht oder nur teilweise vom Rand her überwachsene glänzende Kristallflächen. Sie sind zur mikroskopischen Untersuchung besonders geeignet und müssen zu diesem Zweck mit dem Skalpell sorgfältig Blatt für Blatt abgehoben werden. Meistens werden sich diese Blätter noch weiter spalten lassen zu möglichst dünnen Lamellen, die serienweise auf dem Deckglase anzuordnen sind und dann in der Reihenfolge ihrer ehemaligen Aneinanderlagerung untersucht werden müssen, wenn man feststellen will, in welchem Grade der Kristall von Flechtenbestandteilen befallen ist. — Die senkrecht gelagerten, thallusbedeckten Glimmerkristalle kann man nur durch Zerschlagen des Granits zugänglich machen, um sie dann wie oben angegeben zu behandeln. Jene waren ohne Ausnahme mit Hyphen und meist auch mit Gonidien erfüllt, diese erwiesen sich oft vom Rhizoidenteil der Flechte befallen, um so weniger, je feinkörniger und fester oder frischer der Granit war. In grobkörnigen und durch Verwitterung schon etwas gelockerten Graniten waren auch diese Kristalle nicht selten bis zu einer gewissen Tiefe von Hyphen förmlich durchseucht und führten sogar Gonidien. Bei starker Durchwucherung mit Hyphen verliert der Glimmer sein charakteristisches Aussehen und

wird kreideartig weiß. Größere senkrecht zur Thallusausbreitung gelagerte Kristalle sind nur am Außenrande auf eine Breite von 1/4 bis 1/2 mm derartig verändert, während der Rest Glanz und Durchsichtigkeit beibehalten hat. Trotzdem ist auch dieser Teil, wenngleich in schwächerem Grade, schon von Hyphen durchsetzt. Die Tiefe, bis zu welcher sie in die Kristalle eindringen können, ist je nach der Flechtenart und vor allem nach der Beschaffenheit des Granits sehr verschieden. Bei *Lithoicea chlorotica* (Ach.) Hepp. habe ich, um nur einige Beispiele anzuführen, 0,2 mm, bei *Lecidea crustulata* (Ach.) Kbr. bis 2 mm, bei *Rhizocarpon atroalbum* Arn. 3 mm, bei *Pertusaria corallina* (L.) Kbr. 4 mm als höchsten Randabstand gemessen. In Kristallen, die an der Oberfläche liegen und parallel zur Thallusausbreitung gelagert sind, ist die Ausbreitung der sie bewohnenden Hyphen nur durch die Ausdehnung des Kristalls selbst beschränkt, und selbst Gonidien erfüllen sie bis zu einer Tiefe von mehreren Millimetern in solcher Menge, daß sie einen grünen Schein annehmen. In stark gelockerten Graniten kann dies auch an senkrecht gelagerten Kristallen auftreten, ein Umstand, der ja, wie oben erwähnt, überhaupt zur Entdeckung der Bewohnbarkeit des Glimmers durch Flechtenelemente geführt hat.

Ob die Hyphen, wie die der Kalkflechten, durch Auflösung der Glimmersubstanz, also infolge eines chemischen Vorganges oder in bereits vorhandenen Spalten, diese bloß erweiternd, also auf mechanischem Wege in dieses spaltbarste aller Mineralien eindringen, ob beide Vorgänge gleichzeitig oder nacheinander stattfinden, ist auf den ersten Blick nicht leicht zu entscheiden: die Erscheinung, die bei der mikroskopischen Untersuchung eines vom Rhizoidenteil einer Flechte durchsetzten Glimmerkristalls zuerst und am meisten in die Augen fällt, ist die flächenhafte Anordnung aller Flechtenelemente. Sie breiten sich, so scheint es zunächst, ausschließlich parallel zu den Flächen bester Spaltbarkeit aus. Dadurch drängt sich von selbst der Gedanke auf, daß die Bedingung für das Eindringen der Hyphen und Gonidien das Vorhandensein feiner Spalten im Glimmer ist, die sich nach den Gesetzen der Kapillarität mit Wasser füllen, es lange festhalten müßten und so ein geeigneteres Feld für die Entwicklung und das Wachstum der Hyphen darböten als die Oberfläche anderer Silikate, die entweder keine oder nur wenig und kleine Kapillarspalten besitzen und darum das Wasser nicht solange festzuhalten imstande wären. — Hiermit scheint auch die noch in der neuesten Auflage

von Mayers Agrikulturchemie[1]) vertretene Ansicht von der Schwerlöslichkeit des Glimmers übereinzustimmen. Diese, richtiger gesagt, der Widerstand, den der Glimmer der Verwitterung entgegensetzt, und der so groß ist, daß Mayer ihn in dieser Beziehung dem Quarz an die Seite stellt, läßt vermuten, daß er den Wurzeln höherer und den Hyphen niederer Pflanzen gegenüber durch eine große Unangreifbarkeit ausgezeichnet sein wird. Dem widersprechen aber neuere Beobachtungen[2]) an Kulturen von Buchweizen, Senf und Hirse teils in Wasser, teils in sterilisiertem Sand, bei welchen das Kalium den Pflanzen entweder in Form von Orthoklas oder Muskovit geboten worden ist. Es ergab sich, daß das Kalium des Glimmers den untersuchten Pflanzen viel zugänglicher war als das des Feldspats, daß die mit Orthoklas gedüngten Pflanzen viel schlechtere Ernten ergaben, selbst bei zwölffacher Kalimenge. Unter dem Einfluß der von den Wurzeln genannter Pflanzen abgesonderten Säfte löste sich folglich der Glimmer ungewöhnlich schnell auf.

Dieselbe Eigenschaft, glimmerlösende Stoffe auszuscheiden, muß auch den Hyphen der Kieselflechten zukommen; dafür sprechen folgende Tatsachen: Wenn bei der Spaltung eines Glimmerblattes ein Teil der Hyphen an dem einen Blättchen hängen bleibt, der andere mit dem gegenüberliegenden Blättchen abgerissen wird, bleibt auf jedem eine Ätzspur des abgerissenen Teils zurück, die oft so deutlich ist, daß man Zelle für Zelle, wie von einem Abdruck herrührend, erkennen kann. Am schönsten zeigen das infolge der scharfen Ausprägung ihrer Zellen die torulösen Hyphen des Protothallus, manchmal auch das Paraplektenchym und strangartige Gewebe. — Wie fest die abgerissenen Hyphen mit dem Glimmer verwachsen gewesen sind, kann man an den rauhen, zackigen Umrissen der Abrißstellen sehen; denn beim Herausreißen der Hyphen aus der Glimmersubstanz bleiben kleine Körnchen und manchmal sogar muschelartige Teilchen des Glimmers an ihnen haften. Selbst zarte Hyphen ohne deutliche Zellengliederung lassen bei dieser Prozedur als ehemaliges Einlagerungsbett eine manchmal verzweigte Rinne mit fein gezähnelten Rändern zurück, die besonders bei seitlich verschobener Diaphragmascheibe d. h. unter schief einfallenden Lichtstrahlen deutlich hervortritt. — Paraplektenchyma-

1) Mayer, Agrikulturchemie, Bd. 2, S. 26.

2) Tagebuch der XI. Vers. russ. Naturf. u. Ärzte, nach Naturw. Wochenschrift, N. F., Bd. II, Nr. 10.

tische Zellgruppen sind oft durch größere oder kleinere Lücken voneinander getrennt, welche durch einzelne Verbindungshyphen überbrückt werden (Taf. I, Fig. 17). Verfolgt man den Verlauf einer solchen, so bemerkt man, wie ihr Bild um so unschärfer wird, je näher man beim Verschieben des Präparats ihrem anderen Ende kommt, und daß durch Senkung oder Hebung des Tubus um einen gewissen Betrag, der an dem Knopf der Mikrometerschraube leicht abgelesen werden kann, das Bild wieder scharf wird. In diesem Falle liegt die zweite Paraplektenchymgruppe höher oder tiefer, also überhaupt auf einem anderen Blätterdurchgang des Glimmerkristalls als die erste und die Verbindungshyphen müssen quer, richtiger gesagt, unter spitzem Winkel zur Richtung bester Spaltbarkeit durch den Glimmer hindurchgewachsen sein, was nur möglich ist, wenn er chemisch aufgelöst worden ist. — Endlich zeigt die mikroskopische Betrachtung einschichtiger Gewebeteile, seien es Einzelhyphen oder Verbindungen derselben zu netzförmigen Prosoplektenchym- oder zu Paraplektenchym-Gruppen nie lufterfüllte Lücken, wie sie doch zwischen ihnen auftreten müßten, wenn sie bloße Spaltausfüllungen, Eindringlinge in von vornherein vorhandene Spalten der Glimmerkristalle wären. Tatsächlich treten zahlreiche Luftbläschen in den Lücken der Gewebeteile auf, aber nur als Folge eines nachträglichen Dickenwachstums derselben, und das führt zur zweiten, zur mechanischen Einwirkung der Hyphen auf den Glimmer.

Da, wo dieser kreideartiges Aussehen angenommen, Glanz und Durchsichtigkeit verloren hat, ist durch Vermehrung der Hyphen die ursprünglich einschichtige Lage derselben zu einer mehrschichtigen geworden. Infolgedessen sind die Glimmerblättchen, dem Druck der Hyphen rechtwinklig zur Richtung bester Spaltbarkeit nachgebend, auseinander gedrängt worden, so daß sie nach dem Rand hin schwach divergieren. In diesem mechanisch erweiterten Raum können sich nun die Hyphen noch besser entfalten und gestalten sich allmählich aus einem mehrschichtig-netzförmigen zu einem immer dichter werdenden filzartigen Prosoplektenchym um, das besonders in der Jugend voller Lücken, im ausgetrockneten Zustand voller Luftbläschen ist. In einiger Entfernung vom Rande geht dieser Hyphenfilz meist wieder in die einschichtige Netzform über, deren Fäden sich chemisch in den Glimmer eingefressen haben, wo also der Raum vollständig erfüllt ist, entweder mit Glimmer oder mit Hyphe, wo er keine kleinste Lücke aufweist,

wo also auch Luftbläschen nicht bemerkt werden können. — Natürlich kann der mechanische Spaltungsvorgang auch den ganzen Kristall ergreifen, der dann in seiner ganzen Ausdehnung kreideartig aussieht, ohne aber von selbst in die einzelnen Blättchen zu zerfallen, weil sie durch den zwischen ihnen befindlichen und mit ihnen fest verwachsenen Hyphenfilz zusammengehalten werden. Die tonartige Schicht unter dem Thallus von *Pertusaria corallina Kbr.* bot am häufigsten Gelegenheit, derartige, gänzlich zersetzte Kristalle zu untersuchen. — Schließlich darf eine Erscheinung nicht unerwähnt bleiben, die einige Mal beim Spalten von Kristallen mit kreideartigem Rande beobachtet worden ist: in den Lücken des mehrschichtigen netzförmigen oder filzartigen Prosoplektenchyms lagen kleine Kristallsplitter. Da nun Glimmer, das elastischste aller Mineralien, wohl ausgezeichnet spaltet, aber bei der Spaltung nicht bricht und splittert, liegt der Gedanke nahe, die beobachteten Splitter seien durch das Wachstum der Hyphen entstandene Glimmerausschnitte, ehemalige Lückenausfüllungen des Hyphenfilzes.

Nach alledem erfolgt das Eindringen der Hyphen in den Glimmer anfangs auf chemischem Wege durch Auflösung der Glimmersubstanz, kann aber unter günstigen Umständen zuletzt zu einer mechanischen Trennung der Glimmerlamellen führen, die sich entweder über den ganzen Kristall erstreckt, wie bei *Pertusaria corallina Kbr.* oder einseitig ist, so daß er aufgeblättert wird wie ein Buch, dessen Schalen man ein wenig voneinander entfernt. Oberflächlich gelegene Kristalle sind zuweilen so stark von Flechtenbestandteilen durchwachsen, daß diese buch- oder fächerartige Aufblätterung schon mit Lupenvergrößerung deutlich zu erkennen ist. In senkrecht gelagerten Kristallen, wenn sie einem kleinkörnigen und frischen Granit angehören, unterbleibt die mechanische Trennung oft gänzlich oder sie ergreift nur einen schmalen Randabschnitt, wenn der Granit grobkörnig und womöglich schon etwas gelockert ist. In jenem Falle muß sie unterbleiben wegen des Gegendrucks der anderen Gesteinsbestandteile, in diesem findet sie bis zu gewissem Grade und nur da statt, wo dieser Gegendruck etwas nachgelassen hat, nämlich nahe der Oberfläche. Darum sind auch oberflächlich und parallel zur Thallusausbreitung gelagerte, durch keinerlei Druck beengte Kristalle am reichlichsten mit allerlei Flechtenbestandteilen durchwuchert.

Daß die Hyphen den Glimmer in verschiedenen Richtungen, auch schiefwinklig zur Richtung bester Spaltbarkeit durchdringen

können, habe ich schon erwähnt; Beobachtungen, wie die oben mitgeteilte, beweisen dies. Größte Vorsicht in der Deutung aber muß man walten lassen, wenn dem Glimmer fremde, entweder farblose oder braun gefärbte Kristallnadeln eingebettet sind, welche in Farbe und Dicke den Protothallushyphen oft täuschend ähnlich aussehen und ihn in allen möglichen Richtungen durchdringen können. In einem Präparat von *Buellia aethalea* (Ach.) waren bei 220facher Vergrößerung in dem Gesichtsfelde über 30 solcher Nädelchen mit einem Blick zu übersehen. Eins von ihnen lief 51 μ horizontal auf der Oberfläche des Kristallblättchens hin; die meisten andern schief von der oberen nach der unteren Spaltungsfläche verlaufenden Nadeln erschienen 5—30 μ lang, einige aber auch genau punktförmig, wenigstens bei höchster Einstellung des Tubus. Mit allmählicher Senkung des letzteren verlängerte sich der Punkt ein wenig nach der Seite, um bei tiefster Einstellung (0,03 Umdrehungen der Mikrometerschraube) wieder genau punktförmige Gestalt anzunehmen. Hier lag also eine Nadel vor, von der das Kristallblättchen fast genau in der Achse des Linsensystems durchsetzt worden war. Die mineralische Natur dieser Hyphen vortäuschenden Nadeln war durch Glühen auf einem Platinblech oder durch vorsichtiges Erwärmen in konzentrierter Schwefelsäure, wobei sie sich in keiner Weise veränderten, nachzuweisen; Hyphen hätten sich bei gleicher Behandlung infolge von Verkohlung der organischen Substanz schwärzen müssen.

Daß sich die Hyphen trotz ihres Vermögens, den Glimmer in allen Richtungen zu durchwachsen, trotzdem vorwiegend in Richtung der Blätterdurchgänge ausbreiten, wird am einfachsten aus der Annahme erklärt, daß die Richtung geringster Kohäsion mit der geringster chemischer Anziehung zusammenfällt. Beim Glimmer steht diese Richtung senkrecht zum basischen Pinakoid; in ihr erfolgt sowohl die mechanische, als auch die chemische Trennung der kleinsten Teilchen am leichtesten. Darum dringt im ersten Fall die Schneide des Messers, im zweiten die von den Hyphen abgesonderte lösende Flüssigkeit am leichtesten parallel zum basischen Pinakoid in den Kristall ein. — Dem könnte entgegengehalten werden, daß auch der Kalkspat leicht spaltbar ist, also auch in ihm eine Bevorzugung der Spaltungsrichtungen seitens der eindringenden Hyphen wahrnehmbar sein müßte. Aber erstens ist die Spaltbarkeit des Kalks wesentlich geringer als die des Glimmers und, was die Hauptsache ist, die Löslichkeit des Calciumkarbonats

viel größer als die des Silikats. Zweitens hat der Kalkspatkristall drei Richtungen geringster Kohäsion und bester Spaltbarkeit, die sich unter Winkeln von 107° schneiden, auf denen also auch die Hyphenausbreitung gleich gut vor sich gehen müßte. Drittens hat man bisher nur kristallinischen Kalk untersucht, d. h. Vereinigungen von vielen verkrüppelten Kristallen, die nach den verschiedensten Richtungen aneinander gelagert sind. Die Spaltungsrichtung benachbarter Kristalle stimmt wohl in den seltensten Fällen überein, die Hyphen müßten also, wenn sie sich nur parallel zu jenen ausbreiten wollten, die Richtung fortwährend ändern. Trotzdem ist es nicht ausgeschlossen, daß in größeren Kristallen eine solche Bevorzugung der drei Spaltungsrichtungen stattfindet; wenigstens könnte man das aus dem Bilde[1]), das drei von *Verrucaria calciseda* DC. durchwachsene Kristalle darstellt, herauslesen; besonders in dem größten Kristalle sind die den eingezeichneten Blätterdurchgängen parallel gehende und die einen Winkel von ungefähr 107° mit ihr bildende die beiden häufigsten.

Von den Kalkflechten unterscheiden sich die Kieselflechten hauptsächlich dadurch, daß nur ihr Rhizoidenteil in den Stein versenkt ist. Allerdings führt der Glimmer fast aller untersuchten Granitflechten am Rande auch Gonidien, manchmal sogar in großer Menge und bis in beträchtliche Tiefe. Aber während bei den heteromeren Kalkflechten mit dem ganzen Thallus auch die Gonidien als gesonderte und wohl charakterisierte Schicht in dem Kalk ausgebreitet sind, bilden die endolithischen Gonidien der Granitflechten nur ein kleines und zufälliges, von der Beschaffenheit des Granits abhängiges Anhängsel der epilithischen Gonidienzone. Nur in einem Falle (bei *Acarospora discreta* Th. Fr.) ist ein direkter Zusammenhang beider nachgewiesen worden; bei den meisten anderen Flechten scheinen beiderlei Algenzonen völlig unabhängig voneinander zu vegetieren. Demnach muß man sich vorstellen, daß die Besiedelung der Glimmerkristalle mit Algenzellen von den Randhyphen des Protothallus aus erfolgt, indem diese, bei ihrer Ausbreitung auf dem Granit an dem Rand eines solchen Kristalls angelangt, in sein Inneres dringen und dabei Gonidien mitnehmen. Einzelhyphen, wie eine bei *Lecidea crustulata* Kbr. beschrieben und abgebildet worden ist (Taf. I, Fig. 15), bei der fünf Algenkugeln reihen-

---

1) Bachmann, Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat. Ber. d. Dtsch. Bot. Gesellsch., Bd. VIII, Taf. IX, Fig. 3.

weise hintereinander beerenartig angeheftet sind, die größten randwärts, die kleineren glimmereinwärts, zeigen das besonders deutlich. Ob kugelförmige Gonidien selbständig, d. h. unabhängig von Hyphen und anders als auf Spalten, eindringen können, ist nicht sicher. Fadenförmige sind dazu imstande, wie die Glimmerkristalle des mit *Lithoicea chlorotica* Hepp. bewachsenen, beständig von Wasser überrieselten Granits beweisen. Auch bewegliche Algen, wie Diatomeen, haben diese Fähigkeit und bewohnen Glimmerkristalle feuchter Granitwände in mehreren Spezies oft zu Hunderten und vermehren sich anscheinend sogar innerhalb derselben. — Zuweilen leben Algen aus verschiedenen Abteilungen des Systems dicht beisammen in demselben Kristall; am auffallendsten ist dies bei der schon oben erwähnten *Lithoicea chlorotica*, einer Wasserflechte. In den von ihr überzogenen Glimmerkristallen treten kugel- und fadenförmige, verzweigte und einfache freudig- und blaugrüne Algen auf, alle außer Berührung mit den Flechtenhyphen und allesamt anderen Arten und Gattungen angehörig als die im Thallus befindliche flechtenbildende Gonidie. — Bei allen anderen Flechten sind die mit den Thallusgonidien gleichartigen glimmerbewohnenden Algenzellen einzeln oder gruppenweise zarten Hyphen angeheftet oder werden von ihnen ringartig umsponnen (V. M. Fig. 4, 7).[1] Später findet man oft mehrere bis viele dieser Gruppen zu hyphendurchsetzten und von ihnen umsponnenen Gonidienplatten (Taf. I, Fig. 16) von ziemlicher Ausdehnung verschmolzen, aber immer nur in oberflächlich und parallel zur Thallusausbreitung gelagerten und im Außenrande senkrecht gerichteter Kristalle. — Der die Gonidiengruppen umspinnende Hyphenring ist in der Jugend einfach (Taf. II, Fig. 13), und die Berührung zwischen ihm und den Algenzellen nicht immer sehr innig. Später besteht er aus drei bis vier konzentrisch umeinander gelagerten, den Gonidien, die sich unterdessen auch vermehrt haben, fest angepreßten Hyphenkreisen (Taf. II, Fig. 12). Zuletzt, wenn die Gonidienplatten mehrschichtig geworden sind, sind sie ringsum in ein unentwirrbares, filzartiges Hyphengewebe eingebettet, das in seinen peripherischen Teilen sogar braun (*Acarospora fuscata* Th. Fr.) oder grünlichbraun (*Rhizocarpon geographicum* DC.) gefärbt sein kann. Diese also sogar von einer Art Rinde umgebenen scheiben-

---

1) Im folgenden ist unter V. M. stets meine Vorläufige Mitteilung über die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrem Substrat (Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., XXII Heft 2) zu verstehen.

förmigen Gonidien-Hyphenkomplexe haben dann große Ähnlichkeit mit dem Querschnitt durch die feinfädigen Thallusspitzen mancher Pannariaspezies. Ihr Durchmesser beträgt bei genannter *Acarospora* 100—350 μ, bei *Lecidea macrocarpa* Th. Fr. 40—75 μ, bei *Rhizocarpon geographicum* DC. 40—150 μ. Gonidien, die außer Kontakt mit Hyphen gefunden wurden, waren auffallend blaß gefärbt, verglichen mit solchen, bei denen es zu inniger Berührung zwischen beiden Flechtenkomponenten gekommen war. Die Berührung unterbleibt, wenn die glimmerbewohnende Alge mit der thallusbildenden der Art nach nicht übereinstimmt, wie bei *Buellia aethalea* Th. Fr., *Lithoicea chlorotica* Hepp. Sie kann aber, wie das bei *Acarospora fuscata* Th. Fr. und *Lecidea macrocarpa* DC. beobachtet worden ist, trotz dieser Übereinstimmung unterbleiben oder auf ein Minimum beschränkt sein; wahrscheinlich sind derartige Gonidiengruppen aus Algenkugeln entstanden, die an den Rand eines bereits mechanisch gespaltenen Glimmerkristalls angeflogen waren und in der wasserhaltenden Kapillarspalte, soweit sie noch nicht ganz von Hyphen erfüllt war, einen geeigneten Boden für ihr Wachstum und ihre Vermehrung vorfanden.

Der Rhizoidenteil der Granitflechten, zu dem die Gonidien nicht mitzurechnen sind, besteht aus dreierlei Elementen: 1. aus zarten, farblosen langgliedrigen, meist reich verzweigten und vielfach anastomosierten Hyphen. 2. Nicht immer, aber meistenteils sind auch noch kurzgliedrige, dickwandige, grün, braungrün oder braun gefärbte Hyphen (V. M. Fig. 1) vorhanden, die bei einigen Flechten perlschnurartig gestaltet sind und den „Deckhyphen" der Kalkflechten äußerlich gleichen, aber nicht wie diese als Rindenbestandteile anzusehen sind, sondern dem sogenannten Protothallus angehören. Deshalb sind sie auch bei Flechten besonders deutlich, die sich eines schwarzen Vorlagers erfreuen (*Buellia aethalea* Th. Fr., *Lecidea crustulata* Kbr. und *macrocarpa* Th. Fr., *Rhizocarpon geographicum* DC.). Sie verlaufen entweder in gekröseartigen Windungen oder geradlinig und sind im ersten Falle zu platten Knäueln, im letzten zu radial angeordneten, wurzelartig verzweigten Strängen vereinigt. Die braunen, nicht torulösen unter diesen Hyphen gehen an ihren Enden gewöhnlich in zarte, farblose über. 3. Den letzten und auffallendsten Teil der glimmerbewohnenden Rhizoidenzone bilden die Kugelzellen, die ich, wenn man das Wort im weitesten Sinn auffaßt, bei fast allen genau untersuchten Arten nachweisen konnte. Sie fehlten gänzlich bei *Pertusaria corallina* Kbr., *Buellia*

aethalea (Ach.) und *Calicium chlorinum* Kbr., dessen Rhizoidenteil überhaupt sehr kümmerlich entwickelt ist. Auch bei *Acarospora fuscata* Th. Fr., *Lecanora badia* Ach., *L. polytropa* Th. Fr. habe ich sie vermißt; da ich von ihnen aber nur einen oder zwei Kristalle untersucht habe, könnten sie durch umfassendere Untersuchungen noch entdeckt werden. *Lecidea crustulata* Kbr., *L. macrocarpa* Th. Fr., *Rhizocarpon geographicum* DC., *Rh. atroalbum* Arn., *Aspicilia gibbosa* Kbr., *Acarospora discreta* Th. Fr., *Sphyridium byssoides* Th. Fr. und *Lithoicea chlorotica* Hepp. besitzen sie in überraschend großer Menge. Ihr Inhalt ist in ausgewachsenem Zustand reines. mit Alkannatinktur rot werdendes Öl, bei *Sphyridium byssoides* Th. Fr. ein eiweißartiger Stoff, der von Alkanna nicht gerötet, von Jodlösung gelb, von Millons Reagens in frisch bereitetem Zustand rosa gefärbt wird. Ihre Verwandtschaft mit den Ölzellen der anderen Flechten geben sie aber wenigstens im Alter durch ein dem Eiweiß eingebettetes Fettkügelchen zu erkennen.

Gleichviel welchen Inhalt sie führen, die Kugelzellen der Kieselflechten unterscheiden sich von denen der Kalkflechten wohl meist, wenn nicht immer durch ihre plattgedrückte, sphäroidartige Gestalt. Dafür spricht die Tatsache, daß bei genauer Einstellung des Mikroskops alle Einzelheiten, wie Scheidewände und Öltröpfchen, gleich deutlich sichtbar sind, um bei Senkung oder Hebung des Tubus ebenso gleichmäßig zu verschwimmen, als ob alles in einer Ebene läge, vor allem aber folgende Beobachtung: von einem mit *Lecidea crustulata* Kbr. bedeckt gewesenen Glimmerkristall wurde ein mit braun- und ziemlich dickwandigem Paraplektenchym bedecktes Glimmerblatt abgespalten. Beim Spalten blieb ein Teil des Gewebes am liegenden, der andere am hangenden Blättchen haften. Die Lücken zeigten an Stelle des Zellgewebes unregelmäßig gestaltete, aber ungefähr vier-, fünf- und sechsseitige, bräunliche Punkte, die durch farblose Zwischenlinien voneinander getrennt waren. Die bräunlichen Punkte sind beim Spalten an dem Glimmerblättchen hängengebliebene Reste der unteren schwach gewölbten Hauptwände. Stellt man nun das Mikroskop erst auf das dunkelbraune, nicht abgerissene paraplektenchymatische Zellnetz, dann auf die Abrißstelle mit den bräunlichen Punkten ein, so muß man den Tubus um 2,5 μ senken, um sie scharf zu sehen, was auf eine Höhe der Seitenwände, anders gesagt, auf eine Dicke der Zellen von 5 μ schließen läßt. Da nun der Durchmesser der Zellen in Richtung der Spaltungsfläche gemessen etwa 16 μ beträgt, würden

sie in dieser Richtung ungefähr drei mal stärker ausgedehnt sein, als senkrecht dazu. Ich füge hinzu, daß zwar die meisten Zellen dieses Gewebes inhaltsleer, einige aber noch mit je einem Tropfen farblosen Fettes erfüllt waren. — Weit mehr als durch die sphäroidartige Gestalt ihrer Ölzellen unterscheiden sich die Kiesel- von den Kalkflechten dadurch, daß diese Zellen da, wo sie häufiger auftreten, zu zusammenhängenden Platten verwachsen. Dieses ölerfüllte Paraplektenchym besteht aus isodiametrischen (Taf. I, Fig. 2, 5, 6, 7; V. M. Fig. 9), seltener aus einseitig gestreckten Zellen (Taf. I, Fig. 4), von denen jede mit einem, ausnahmsweise mit mehreren Öltröpfchen gefüllt ist. Es bietet den großen Vorteil, daß es eine ungefähre Schätzung der Zahl der Zellen, die in ihm vereinigt sind, zuläßt. Diese Zählung ist mit Hilfe eines Netzmikrometers ausgeführt worden und hat z. B. bei *Acarospora discreta* (Ach.) auf einem kleinen in zwei dünnere Blättchen zerlegten Glimmerblatt 12725 Ölzellen von durchschnittlich 9 μ Durchmesser, bei *Aspicilia gibbosa* (Ach.) auf einem 1 qmm großen Stück kreideweißen Glimmers im Minimum 18000 Zellen mit je einer Olkugel von 4—6 μ Durchmesser ergeben. Näheres hierüber im speziellen Teil. Der Nachweis der Rotfärbung mit Alkannatinktur hat immer dann Schwierigkeiten, wenn bei der Spaltung des Glimmerblattes die Ölzellplatte nicht bloßgelegt worden, sondern beiderseits von dünnen Glimmerblättchen bedeckt geblieben ist. Dann ist es nötig, das Präparat längere Zeit in einem zugedeckten Uhrschälchen mit dem Reagens liegen zu lassen oder durch Zerdrücken des Gewebes einen Teil des Inhalts herauszupressen. Olzellplatten von ganz besonderer, aber für eine Wasserflechte charakteristischer Beschaffenheit besitzt *Lithoicea chlorotica* Hepp.

Die den Hauptbestandteil der Rhizoidenzone ausmachenden zarten Hyphen sind 1—3 μ dick, farblos und langgliedrig; die jüngsten unter ihnen erscheinen sogar ungegliedert oder lassen höchstens an der Ursprungsstelle einer Zweighyphe eine Scheidewand erkennen. Sie gleichen darin ganz denen der Kalkflechten, sind auch wie diese wurzel- oder baumartig verzweigt und so vielfach anastomosiert, daß sie ein netzförmiges Prosoplektenchym bilden, dessen Grobmaschigkeit mit der Entfernung vom Glimmerrand zunimmt, und das endlich in viele einzelne, wenig verzweigte und darum noch nicht anastomosierte Hyphen ausläuft. Dies ist die einzige Form der Rhizoidenzone bei den Kalkflechten; bei den Kieselflechten aber geht sie durch Anderung der Ver-

bindungsweise der Hyphen oder durch Formänderung der Einzelzellen in verschiedene abgeleitete Gewebeformen über.

Die gerinfügigste Veränderung besteht darin, daß die innersten Hyphen des netzförmigen Prosoplektenchyms statt wurzelartig weit und geradaus glimmereinwärts zu wachsen, seitwärts ausbiegen und bogenförmige Anastomosen bilden, die den letzten Abschluß des Hyphennetzes bilden (V. M. Fig. 10). Die Bögen können, wie bei *Aspicilia gibbosa* (Ach.), mehr oder weniger konzentrisch oder, wie ich es bei *Rhizocarpon geographicum* DC. beobachtet habe, abwechselnd angeordnet sein, d. h. so, daß jeder jüngere Bogen mit seinen Pfeilern auf den Gipfelpunkten zweier älterer Bögen entspringt. Diese seltene Form des Prosoplektenchyms tritt aller Wahrscheinlichkeit nach da auf, wo sich das Gewebe auf Spalten, zwischen bereits getrennten Glimmerblättchen ausbreitet, und damit hängt vielleicht auch das Auftreten der eigentümlichen Zellform zusammen, die ich als „Borstenzelle“ (V. M. Fig. 5) bezeichnet und außer bei den eben genannten Flechtenarten auch noch bei *Rhizocarpon atroalbum* Arn. beobachtet habe. Darunter verstehe ich Hyphen, die auf einem dickeren, ein- oder wenigzelligen Stiel eine lange, haarartig feine und scharf zugespitzte Endzelle tragen. Bei der letztgenannten Spezies entspringen sie sowohl aus echten torulösen Protothallushyphen, als auch aus farblosen, weitzelligen Rhizoidenhyphen oder sogar aus paraplektenchymatischen Zellplatten (Taf. II, Fig. 17). Die Endzelle übertraf die Grundzelle in dem einen Fall um das sechsfache an Länge, in einem anderen zwar nur um das zwei- bis dreifache, stach aber durch ihre geringe Dicke von der tonnenartig aufgetriebenen Basalzelle sehr ab. Auch das kommt vor, daß auf der isodiametrischen Grundzelle zunächst zwei langgestreckte dünnere saßen und auf diesen erst die Borstenzelle, die aber immer noch um die Hälfte länger war als die beiden gestreckten Zellen zusammengenommen. Sie entspringen seltener vereinzelt, meist zu mehreren nebeneinander aus dem Grundgewebe und laufen dann untereinander parallel oder divergieren, sind aber, das ist ein ihnen allen zukommendes Merkmal, mit der Spitze stets glimmereinwärts gerichtet. Ob ihre Gestalt durch die ausgezeichnete Spaltbarkeit oder durch die geringe Löslichkeit des Glimmers bedingt wird, ob sie, die den ersten Vorstoß in den Kristall unternehmen, als Keile anzusehen sind, oder ob durch eine so auffallende Verringerung ihres Querschnittes eine ebensogroße relative Vergrößerung ihres Oberfläche und damit ihrer chemischen Einwirkung auf den

Glimmer erreicht werden soll, muß ich unentschieden lassen. Tatsache ist, daß bei den Kalkflechten eine ähnliche Hyphenform nicht auftritt.

Die größere Mannigfaltigkeit der Glimmer bewohnenden Rhizoidenzone der Kieselflechten spricht sich ferner im Auftreten des strangartigen Prosoplektenchyms und des Paraplektenchyms aus, zweier Gewebeformen, die den Kalkflechten ebenfalls fremd sind. — Jenes, das strangartige Gewebe (Taf. II, Fig. 14 u. V. M. Fig. 8), besteht aus mehreren parallel nebeneinander her laufenden und seitlich fest verwachsenen, deutlich gegliederten Hyphen, deren Zellen 3—4 μ dick und drei bis vier mal längen sind. Die aus zwei bis etwa zwanzig Hyphen verschmolzenen Stränge können unter sich Anastomosen eingehen, so daß zwischen ihnen rundliche oder längliche Lücken entstehen, die entweder durch zarte Einzelhyphen überbrückt oder mit Paraplektenchym erfüllt sind (Taf. I, Fig. 2). Das Stranggewebe wird immer nur in größerer Nähe des Randes des Glimmerkristalle gefunden und geht nach innen in gewöhnliche, baumartig verzweigte und netzartig anastomosierte Hyphen, also in das typische Rhizoidengewebe über, es stellt demnach einen älteren Zustand desselben dar. Noch später, nachdem die Glimmerblättchen am Rande mechanisch getrennt worden sind, geht es in ein mehr oder weniger dichtes, filzartiges Gewebe über, das ein Gewirr von Hyphensträngen und Einzelhyphen darstellt, in das auch noch Gonidiennester eingebettet sein können. Mächtigste Entwickelung zeigt es natürlich in oberflächlich gelegenen, durch andere Gesteinsbestandteile nicht beengten Glimmerkristallen, aber auch in denen, die der tonähnlichen Schicht von *Pertusaria corallina* Kbr. eingelagert sind.

Wie das Stranggewebe, so ist auch das Paraplektenchym ein Produkt der flächenartigen Ausbreitung aller glimmerbewohnenden Flechtenbestandteile. Selten braunwandig, meist farblos, überzieht es manchmal Flächen von mehreren qmm ohne Unterbrechung oder bildet kleine Gruppen von rundlicher, noch öfter lanzettlicher Form. Die Lücken zwischen ihnen sind mit Stranggewebe erfüllt (V. M. Fig. 3) oder durch zarte Einzelhyphen überbrückt. Die Zellen des ersteren haben sich bei gleichbleibender Länge etwas erweitert, wenn auch nur auf 5—6 mm, und bilden mit den isodiametrischen Zellen eine homogene Gewebsplatte, in der es an Übergängen von der einen zur anderen Zellform nicht fehlt. Bei *Pertusaria corallina* habe ich derartige Platten gesehen, in denen das Stranggewebe vorwog; aber seine Zellen waren zum größten Teil so stark

erweitert und die Übergänge in das isodiametrische Paraplektenchym so zahlreich, daß das Ganze nicht mehr den Eindruck eines Prosoplektenchyms machte. Bei *Rhizocarpon geographicum* DC. ist es umgekehrt: die Zahl der isodiametrischen Zellen überwiegt; bis 300 μ Randabstand fehlt das Stranggewebe gänzlich; von da an bildet es 6 bis 20 μ breite, aus zwei bis drei Zellreihen bestehende Hyphenzüge um Paraphlektenchymnester von beispielsweise 30 : 60; 40 : 120; 140 : 160 μ kürzestem und längstem Durchmssser. — Mit zunehmendem Alter gleichen sich die ursprünglich scharfen Gegensätze zwischen den beiderlei Gewebsformen mehr und mehr aus, aber nicht immer ganz. Denn weit häufiger als Zellplatten mit durchweg isodiametrischem Bau treten alte, entleerte mit ausgeprägter Gegensätzlichkeit der Zellgestalt auf. Letztere ist bei dem echten Paraplektenchym ziemlich regelmäßig fünf- und sechseckig, (V. M. Fig. 3), nur in den halbkreisförmigen Fettgewebeplatten von *Lithoicea chlorotica* vier- und rechteckig (Taf. I, Fig. 10).

Ein kurzer Rückblick auf das Gesagte zeigt den großen Unterschied zwischen Kiesel- und Kalkflechten. Diese, mit dem ganzen Thallus dem Gestein eingesenkt, weisen wenigstens vier verschiedene Typen des Lagers auf, die an Dünnschliffen genauer zu studieren wohl lohnen würde, die Rhizoidenzone aber ist bei allen von gleicher Beschaffenheit sowohl was die Elemente selbst, als auch ihre Verbindungsweise betrifft. Bei den Kieselflechten ist die Rhizoidenzone, soweit sie den Glimmer bewohnt, viel mannigfaltiger gebaut, worüber der allgemeine und noch mehr der spezielle Teil dieser Arbeit nähere Auskunft gibt. — Beiden gemeinsam ist der Reichtum an Fett, das oft an besonders geformte Zellen, die Sphäroidzellen, manchmal auch nur an erweiterte Hyphen, die Ölhyphen, gebunden ist. Der Rhizoidenzone der Kalkflechten scheint Fett nie ganz zu fehlen, wenn es bei den verschiedenen Arten auch in sehr ungleichen Mengen auftritt; die mancher Kieselflechten ist ungemein reich daran, die anderer fettfrei. Jedenfalls ist das Auftreten von fettführenden Sphäroidzellen nicht an Karbonate gebunden.

Durch den Nachweis, daß der Glimmer des Granits Gonidien führt und von dem Rhizoidenteil der Flechten unter günstigen Umständen kaum weniger durchsetzt wird als der Kalk von dem der Kalkflechten, ist selbstverständlich zur Lösung der Frage nach den Beziehungen der Kieselflechten zu ihrem Substrat nur wenig geschehen, weil daraus kein Schluß auf das Verhalten der Hyphen gegen andere Silikate wie Feldspat, Augit, Hornblende gezogen

werden kann. Daß der Orthoklas des Granits trotz seiner guten Spaltbarkeit nach dem Klinopinakoid von Hyphen nicht durchdrungen wird, ließ sich wegen der Undurchsichtigkeit des Materials zwar nicht direkt sehen, konnte aber daraus geschlossen werden, daß sich Glimmerkristalle, die durch eine nur 1 mm dicke Orthoklaslage vom Flechtenlager getrennt waren, stets hyphenfrei erwiesen[1]). Vermutlich werden Hornblende, Augit und die andern gesteinbildenden Silikate ein gleiches Verhalten zeigen, wenigstens konnte an Dünnschliffen von flechtenbesetzten Diabasen nie eine Spur von Hyphen in den Augiten und Plagioklasen erkannt werden. Daraus würde sich ergeben, daß andere Silikate als Glimmer von Flechtenbestandteilen nicht anders als auf vorhandenen Haarspalten durchwachsen werden können.

Die geologische Bedeutung der Kieselflechten ist demnach eine zweifache: eine chemisch auflösende und eine mechanisch trennende. Beide Wirkungen können bei glimmerhaltigen Gesteinen auftreten. Jene ist nur mikroskopisch, diese manchmal schon mit bloßem Auge, oft mit der Lupe erkennbar und zwar sowohl an parallel zur Thallusausbreitung gerichteten, als auch an senkrecht oder schief gestellten Kristallen, wenn sie über das Lager emporragen. Die Zwischenräume der buchartig auseinander gespreizten Glimmerlamellen sind mit Thallusmasse, Hyphen und Gonidien erfüllt. In größerem Maßstabe zeigt sich die mechanische Wirkung, wenn der Granit unter dem Einfluß der *Pertusaria corallina* in schalenartigen Stücken abspringt. — Von der Oberfläche glimmerfreier Gesteine vermögen die Hyphen nur auf Haarspalten ins Innere zu dringen, wo sie infolge späteren Dickenwachstums die Gesteinsteile auseinander drängen. Zwar scheint die Kaolinisierung des Orthoklas unter dem Einfluß wenigstens mancher Flechten beschleunigt zu werden, was auf eine chemische Wirkung schließen ließe, die sich aber mikroskopisch nicht verfolgen läßt. Die mechanische Wirkung dagegen ist sogar an reinem Quarz direkt und mit unbewaffnetem Auge wahrnehmbar: Von Haslau bis Asch in Nordböhmen zieht ein dem bayrischen „Pfahl“ sehr ähnlicher Quarzgang, der sich haushoch über seine Umgebung erhebt, etwa eine Stunde lang durch Gneiß. Er ist über und über mit dicklagerigen Krusten- und besonders Blattflechten, unter denen *Gyro-*

1) Näheres hierüber in meiner vorläufigen Mitteilung, S. 103 und in dieser Arbeit bei *Pertusaria corallina.*

phora polyphylla (L.), *Parmelia saxatilis* (L.) und *olivacea* (L.) vorherrschen, bewachsen. Diese Flechtenvegetation ist aber meines Dafürhaltens wenigstens teilweise auf einer älteren, dünnkrustigen entstanden, durch welche der Quarz erst aufgelockert und für die höheren Flechten bewohnbar gemacht worden ist. Etwas abseits von dem Hauptzug liegen einige kubikmetergroße Blöcke, die von weitem durch ihr glänzendes Weiß auffallen. Bei näherer Betrachtung aber erweist sich dasselbe von vielen feinen und wenig dicken schwarzen, netzartig sich schneidenden Linien durchzogen. Sie rühren von einer Flechte her, die am besten mit *Lecidea erratica* Kbr. übereinstimmt. Da sich ihr Thallus nur in die Tiefe, nicht oberflächlich auf dem Quarz ausbreitet, ist eine Identifizierung nur nach dem Bau der Apothezien und der Größe der Sporen möglich. Die schwarzen Linien folgen genau den vielen das Gestein durchsetzenden Spalten und stellen den nicht selten von Apothezien reihenweise besetzten Rand weißer Thallusplatten dar, welche jene Spalten manchmal bis in eine Tiefe von 4 mm erfüllen. Ihre mechanische Einwirkung auf den Quarz sieht man am deutlichsten an den Kanten der Blöcke. Da nämlich die Spalten rechtwinklig zur Gesteinsoberfläche stehen, verlaufen sie hier, manchmal fünf bis sechs, mit der anstoßenden Oberfläche parallel und zerlegen das Gestein in dünne, schieferig angeordnete Lamellen, zwischen welche die Hyphen eindringen, um sie später emporzuheben, so daß sie, die anfangs auch unter sich parallel lagen, nun stark divergieren und endlich gelockert werden. Der Zusammenhang zwischen ihnen wird zuletzt so gering, daß ein geringer Druck mit dem Skalpell genügt, eine Platte nach der anderen herauszubrechen, wodurch jedesmal eine weiße, am Außenrand gonidienführende Thallusplatte bloßgelegt wird.

Eine mechanisch-trennende Einwirkung der Kieselflechten auf ihre Unterlage ist nach meinen Beobachtungen ebenso sicher vorhanden wie die chemisch-auflösende, doch bin ich weit davon entfernt, ihnen eine hervorragende geologische Bedeutung beizumessen.

Als ich die Niederschrift des speziellen Teils dieser Abhandlung bereits zu Ende geführt, die des allgemeinen Teils angefangen hatte, erhielt ich von Angriffen Kunde, die meine in einer vorläufigen Mitteilung [1]) angekündigten Ergebnisse durch

1) Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft, Bd. XXII, S. 102 ff.

Stahlecker[1]) erfahren hatten, und auf die näher einzugehen ich mich gezwungen fühle. Aus einem mit *Rhizocarpon coniopsoideum* bewachsenen Gneißstück (Nr. 120 der Arnoldschen Exsikkatensammlung) hat genannter Autor Muskovitschüppchen mit braunen Hyphen herauspräpariert. Letztere „hatten dünne längliche Zellen, dazwischen aber auch rundliche kurze, rosenkranzartig oder traubig angeordnete, so daß zunächst die Vermutung nahe lag, man könnte es mit Ölzellen zu tun haben“ [2]). Aus gewissen Gründen schließt er, daß diese Hyphen einem Flechtenparasiten angehören und fährt dann fort: „Auffallend ist bei dem in Rede stehenden Befund in Glimmerblättern die weitgehende Ähnlichkeit des mikroskopischen Bildes mit einigen Abbildungen bei Bachmann, die er von Hyphen, ebenfalls in Muskovit vorgefunden, gegeben. Möglicherweise gehören die von ihm gesehenen Hyphen deswegen auch nicht dem Thallus der von ihm untersuchten Flechte an, sondern einem fremden Pilz und eine Nachprüfung seiner Ergebnisse wäre wohl angezeigt“ [3]). In Fig. 5 auf S. 19 seiner Abhandlung gibt er sogar eine Abbildung, die, da sie von braunen, stellenweise torulösen Hyphen herrührt, mit Fig. 1 auf Taf. VII meiner vorläufigen Mitteilung übereinstimmen müßte. Jedem, der beide Figuren nebeneinander sieht, wird nicht bloß die weitgehende Unähnlichkeit, sondern vollständige Verschiedenheit beider auffallen. Unverkennbar ist nur die Ähnlichkeit mit Fig. 2 der vorläufigen Mitteilung. Aber letztere ist bei 540facher, die Stahleckers bei 250facher Vergrößerung gezeichnet. Jene stellt farblose, ungegliederte Fäden von 1—2 μ Dicke aus der tiefsten Region der Rhizoidenzone dar, diese torulöse, also kurzgliedrige, die nach der Vergrößerung mindestens 4—5 μ dick sein müssen, und das kann doch nicht weitgehende Ähnlichkeit genannt werden. Das Schlimmste aber ist, daß eine Identifizierung der Stahleckerschen Fig. 5 mit meinen Abbildungen unmöglich ist, weil erstere nicht richtig ist. Sie kann es nicht sein, weil sie mit der Beschreibung nicht übereinstimmt. Nach dieser müßten die gezeichneten Hyphen den Protothallushyphen (Fig. 1 meiner vorläufigen Mitteilung) ähneln, in Wirklichkeit gleichen sie zarten Rhizoidenfäden, aber auch nicht

---

1) Stahlecker, Untersuchungen über Thallusbildung und Thallusbau in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliciseden Krustenflechten. Inaugural-Dissertation, Stuttgart 1905.

2) Derselbe a. a. O. S. 18.

3) Derselbe a. a. O. S. 19.

ganz, denn bei 250facher Vergrößerung müßten sie einfache Konturen aufweisen, nicht doppelte.

Die gefundenen Hyphen erklärt Stahlecker für die eines auf Flechten schmarotzenden Pilzes. Zunächst gebe ich ohne weiteres zu, daß derartige Schmorotzer sich in Glimmerkristallen ausbreiten können. Im speziellen Teil meiner Arbeit habe ich bei *Rhizocarpon geographicum* DC. einen solchen Fall beschrieben. Allein diese Pilzhyphen haben so charakteristische Eigentümlichkeiten, daß eine Verwechslung derselben mit den Protothallushyphen einer Flechte bei längerer Beschäftigung mit der mikroskopischen Untersuchung von Flechten und der daraus gewonnenen reichlichen Anschauung der beiderlei Elemente nicht wohl passieren kann. Eine Verwechslung mit den Bestandteilen der Rhizoidenzone, den zarten Hyphen, dem Stranggewebe und Paraplektenchym ist ganz ausgeschlossen. Daß sie von Stahlecker doch für möglich gehalten wird, liegt daran, daß er diese Teile der Granitflechten gar nicht zu Gesicht bekommen hat, und das erklärt sich aus der Wahl des Untersuchunsmaterials aus seiner Methode und dem geringen Umfang seiner Untersuchung von Glimmerkristallen. Die Untersuchungsmethode[1]) Stahleckers bestand darin, daß er den flechtenbewachsenen Gneiß oberflächlich mit Salpetersäure anätzte, nachher abwusch, die breiig gewordenen Pflanzenteile mit zuvor geglühter, also weicher Nadel vorsichtig abkratzte und mit einem rauhen Tuch abrieb. Daß bei einer solchen Behandlungsweise horizontal und parallel zur Thallusausbreitung gelagerte, sowie die Außenränder senkrecht gerichteter Glimmerkristalle, also überhaupt die von Flechtenbestandteilen am meisten durchsetzten Glimmerteile beseitigt werden mußten, ist ohne weiteres ersichtlich.

Seine Behauptung, die von mir gesehenen Hyphen gehörten möglicherweise nicht der untersuchten Flechte, sondern einem fremden Pilz an, gründet Stahlecker auf die mikroskopische Untersuchung einiger Glimmerblättchen aus einem einzigen Gneißstück, während in meiner vorläufigen Mitteilung ausdrücklich Granit als Untersuchungsmaterial genannt worden war. Gneiß aus der Schönberger Umgebung schien mir wegen seiner Glimmerarmut und Feinkörnigkeit ungeeignet, und ich habe ihn deshalb gar nicht in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen. Ob der von anderen Fundorten sich besser eignet, wage ich nicht zu entscheiden. Im

---

1) Stahlecker, a. a. O. S. 18.

günstigsten Falle hat Stahlecker also nichts bewiesen, als daß in dem benutzten Exsikkat, dem betreffenden Gneißstück der Glimmer vom Rhizoidenteil der Flechte *Rhizocarpon coniopsoideum* nicht bewohnt wird, aber auch das nicht mit völliger Sicherheit, weil die hyphenreichsten Kristalle durch die oben beschriebene Bearbeitung des Gesteins möglicherweise entfernt worden sind.

Dem stehen meine Ergebnisse gegenüber, die gewonnen worden sind, indem ich Hunderte von selbstgesammelten Granitstücken in immer kleinere Stücke zerschlagen habe, um die senkrecht gelagerten und bis an den Thallus heranreichenden Glimmerkristalle zu gewinnen. Mit unbewaffnetem Auge und mit der Lupe habe ich den Thallus nach oberflächlich gelagerten Kristallen abgesucht. Die beiderlei Funde sind, ich darf es wohl behaupten, ohne gegen die Wahrheit zu verstoßen, in mehr als tausend feinste Blättchen zerlegt worden, um dann mikroskopisch untersucht zu werden, und die dabei gemachten Befunde sind gemessen, gezählt, gezeichnet und in zahlreichen Dauerpräparaten niedergelegt worden. — Mit der Zerstörung der Unterlage zur Gewinnung der Glimmerkristalle geht die der Flechte selbst Hand in Hand; deshalb sind Exsikkatenexemplare für diesen Zweck ungeeignet. Unwillkürlich werden sie von jedem Forscher schonend behandelt und sie müssen so behandelt werden; denn sie dienen in erster Linie, wenn nicht einzig und allein, systematischen Zwecken. Will jemand andere Untersuchungen ausführen, bei denen es ohne Beschädigung oder Zerstörung der Flechte nicht abgeht, so muß er sich das Material und zwar in reichlicher Menge selbst suchen oder auf anderem Wege verschaffen und das Exsikkat nur benutzen, um sich zu vergewissern, daß er die selbst gesammelten Flechten richtig bestimmt hat. Aus unzureichendem Material gewonnene Ergebnisse aber sind immer von zweifelhaftem Wert und am wenigsten geeignet, die auf breiterer Unterlage ausgeführten Untersuchungen anderer anzuzweifeln.

Besonders scheint Stahlecker, noch befangen in der allerdings auf den ersten Blick bestechenden Hypothese Fünfstücks, das Auftreten von Ölhyphen und Sphäroidzellen im Glimmer, also in einem karbonatfreien Substrat, zu perhorreszieren. Ich habe deshalb meine in Glyzerin ohne Lackverschluß aufbewahrten Präparate noch einmal vorgenommen, auch neue Präparate von *Aspicilia gibbosa* (Ach.) und *Acarospora disreta* (Ach.) hergestellt, aber die Prüfung auf Fett nicht mit Alkannatinktur, sondern mit Osmiumsäure ausgeführt.

Jene, wenn sie einige Jahre steht, verliert sehr an Wirksamkeit. Diese wirkt tadellos und hat außerdem den Vorzug, durch die dunkle Färbung, die sie dem Öl verleiht, auch die kleinsten Tröpfchen sichtbar zu machen. Dabei habe ich nicht nur meine früheren Untersuchungen in vollem Umfange bestätigt gefunden, sondern mich überzeugt, daß das Öl auch das feinfädige Stranggewebe, das die ölhaltigen Paraplektenchymgruppen umgibt, in Form kleiner reihenweise angeordneter Tropfen reichlich erfüllt (Taf. I, Fig. 1 u. 2). Demnach geben die bei den genannten Flechten angeführten Berechnungen (s. spezieller Teil) den Ölgehalt weit niedriger an, als er wirklich ist, und die Tatsache, daß reichlicher Fettgehalt in Sphäroidzellen und Ölhyphen auf karbonatfreiem Substrat auftreten kann, bleibt bestehen.

Spezieller Teil.

Sphyridium byssoides (L.) Th. Fr.

Grobkörniger Granit von Hammerbrücke-Tannenbergstal, der vorwiegend dunklen Glimmer führt.

Als Untersuchungsobjekt diente hauptsächlich ein großer Kristall lichten Glimmers, der rechtwinklig zur Gesteinsoberfläche zwischen zwei Feldspäte eingeklemmt lag, aber die Kluft zwischen ihnen, die sich nach außen erweiterte, nur innen ganz ausfüllte. An seinem fein gerieften, mit einzelnen Thallusschüppchen bewachsenen Außenrande war mit 66facher Vergrößerung von Aufblätterung nichts zu sehen. Dieser etwa 1 mm dicke Kristall hat beim Spalten etwa 40 dünne Blättchen ergeben, von denen keins ohne Hyphen oder Sphäroidzellen war.

Hyphen treten dreierlei auf: in der Nähe des Randes sind sie dickwandig, farblos, verlaufen oft zickzackartig, sind sehr reichlich verzweigt und netzartig anastomosiert, 3 μ dick und drei bis viermal länger. Weiter einwärts gehen sie in sehr zarte, ganz dünnwandige, wenig verzweigte Fäden über, deren Dicke 1 μ nicht übersteigt. Scheidewände sind in ihnen kaum bemerkbar, außer an der Ursprungsstätte mancher Äste. Infolge spärlicher Anastomosen sind sie zu einem weitmaschigen Netz verbunden, während die erste Hyphenart stellenweis zu breiten Strängen oder fächerartig ausgebreiteten, von einzelnen Lücken unterbrochenen Zellplatten verwächst. Wesentlich verschieden von ihnen sind braun gefärbte,

dickwandige Hyphen von wenigstens 6 μ Dicke, die zu einem echten Paraplektenchym verbunden sind. In diesem treten aber einzelne, aus langgestrekten, besonders dunkelgefärbten Elementen bestehende Zellenzüge deutlich hervor, die teils parallel, teils rechtwinklig zueinander verlaufen. Die Lücken zwischen ihnen sind mit unregelmäßig gestalteten, aber mehr isodiametrischen Zellen ausgefüllt, deren bemerkenswerteste Eigentümlichkeit knötchenartige Verdickungen oder radial verlaufende Leisten der Seitenwände sind. Diese stets einschichtigen Zellplatten sind merkwürdigerweise nesterartig voneinander isoliert in den Glimmerblättchen verstreut. Von ihnen laufen peripherische Hyphen aus, die farblos sind und denen der ersten Art gleichen. Der vollständige Mangel an Inhalt beweist, daß die braunen Zellen völlig abgestorben sind.

Endlich waren die Glimmerblättchen fast alle mit Sphäroidzellen in verschiedener Größe und Vereinigungsweise besetzt. Einzel- und Doppelkugeln, Gruppen von drei, vier bis vielen, im letzteren Falle reihenweise (Taf. I, Fig. 8), trauben- (Taf. I, Fig. 9) oder plattenartig vereinigt, so findet man sie von 3 bis ausnahmsweise sogor 12 μ Durchmesser. Sind sie kettenartig angeordnet, in einem Falle bis zu 16 in einer Reihe, so sind sie durch bloße Anschwellung der Einzelzellen einer einst dünnen Hyphe entstanden, oder hängen sie wie einzelne Beeren seitlich an dem Zellfaden, so stellen sie die kugelförmige Erweiterung kurzer Seitenäste dar. Sogar Zellgruppen von überraschender Ähnlichkeit mit sprossender Hefe können auf diese Weise entstehen. — Unterbleibt das Längswachstum, tritt dagegen vielfache Zweigbildung ein und endlich Anschwellung jeder einzelnen Zelle, so entstehen traubenartige Gruppen, deren Zellen aber flächenartig in einer Schicht ausgebreitet sind. Die vielzelligen Trauben besitzen sehr kleine Kugeln, die wenigzelligen große. — Selten sind die Sphäroidzellen zu pseudoparenchymatischen Zellplatten von nennenswerter Ausdehnung, z. B. 100 μ Länge und 80 μ Breite verwachsen. Nimmt man den Durchmesser der Einzelzelle zu 8 μ an, so würde die Zahl der Zellen in einer solchen Platte 120 bis 160 betragen können. In ihren rundlichen Umrissen, öfters auch in kleinen Interzellularräumen da, wo drei oder vier zusammenstoßen, lassen sie die ursprüngliche Kugelform auch in der engen Vereinigung zu einer Zellplatte noch deutlich erkennen.

Ihr Inhalt wurde mit Alkannatinktur (halb Wasser, halb Alkohol) und mit Jodlösung (50 ccm Wasser, 1 g KJ, 0,3 g J) ge-

prüft, ausnahmsweise auch mit Millons Reagens. Dabei hat sich ergeben, daß die kleinen jugendlichen Zellen völlig fettfrei waren, die mittleren und großen aber öfters innerhalb eines durch Jod gelb werdenden protoplasmatischen Inhaltes ein kleines Öltröpfchen führten. In manchen Zellen stieg die Zahl der Tröpfchen bis auf vier, in anderen fehlten sie gänzlich, ausnahmsweise übertraf das Fett an Menge den eiweißartigen Inhalt. Auch abgestorbene leere Zellen mit kollabierten, scheinbar verdickten Wänden waren vorhanden, einige von ihnen wie durch einen Druck maulartig aufgesprungen, ähnlich entleerten Farnsporangien. Letzterer Umstand ist nicht ohne Bedeutung, weil er beweist, daß die betreffenden Zellen nahezu kugelförmig gewesen sind. Andere Umstände weisen darauf hin, daß wenigstens bei den ältesten und größten die Form die einer plattgedrückten Kugel ist, besonders die Beobachtung, daß bei vorsichtiger Senkung des Tubus alle Einzelheiten, wie Scheidewände und Öltropfen gleich deutlich sichtbar werden, als ob alles in einer Ebene läge.

Außerhalb des Glimmerkristalls findet man dagegen besonders große Kugelzellen, die erstens völlig mit Öl erfüllt, zuweilen infolge ihrer Fähigkeit, sich ungehindert auszubreiten, genau kugelförmig sind. Zwischen den Glimmerblättern sind nur die kleineren kugelförmig, während die größeren von der Kugelgestalt mehr oder weniger abweichen, mehr einem Abplattungssphäroid gleichen und als Diskoidzellen bezeichnet werden könnten, wenn das Bedürfnis nach einer neuen Bezeichnung vorläge. Vor allem aber unterscheiden sie sich von den Sphäroidzellen der Kalkflechten durch ihren gemischten Inhalt: sie sind Öl-Eiweißzellen.

Aspicilia gibbosa (Ach.) Kbr.

Grobkörniger, schon gelockerter Granit vom Hirschberg und grobkörniger, aber noch frischer vom Kapellenberg bei Schönberg.

Die Flechte bedeckt das Gestein mit einer dicken schwarzen gefelderten Kruste und ist eines der schönsten Beispiele für fettführende Kieselflechten.

In allen senkrecht zur Oberfläche gerichteten Glimmerkristallen, und unter ihnen kamen solche von 9 mm Tiefenerstreckung zur Untersuchung, war das Rhizoidengewebe nur 0,5 bis 1 mm weit vorgedrungen. Ein länglicher Kristall von 2 mm Breite und 5 mm Tiefe war von den beiden gegenüberliegenden Längsseiten her etwas oberhalb der Mitte seiner Längsachse durch Orthoklaskristalle

taillenartig eingeschnürt. Innerhalb dieser Einschnürung war nicht die geringste Andeutung von Flechtenteilen zu finden, der äußere, ungefähr 1 mm tiefe Abschnitt war ganz erfüllt von ihnen, so daß er mit bloßem Auge betrachtet kreideähnlich weiß aussah.

Die Hyphen sind fast stets zu paraplektenchymatischen, manchmal lückenlosen einschichtigen Zellflächen (Taf. I, Fig. 3) verwachsen, in denen jede Zelle mit einem Öltropfen gänzlich erfüllt ist. Am Rande sind die Zellplatten entweder in Einzelhyphen mit borstenförmiger Endzelle aufgelöst oder zu einem großmaschigen Netze mit bogenförmigem Verlauf der Zellfäden aufgelockert. Solcher Hyphenbögen waren in einem Falle (V. M. Fig. 10) sechs Reihen übereinander ungefähr konzentrisch angeordnet, die innersten, d. h. die der Zellplatte nächsten schon mit stark erweiterten fetterfüllten Zellen, die äußeren aus zarten, dünnen und langgestreckten fettfreien zusammengesetzt. Die peripherischen Bögen sind noch durch sehr große Lücken voneinander getrennt, wogegen erstere schon fast zum Paraplektenchym geworden sind. Endlich entspringen von den äußersten auch wieder einzelne Borstenhyphen.

Um eine ungefähre Vorstellung von der Menge der Öltropfen zu geben, die auf kleinem Raume beisammen sein können, erwähne ich, daß ein 1 qmm großes Stück des oben erwähnten kreideweißen Glimmers aus der äußeren Hälfte des taillenartig eingeschnürten Kristalls auf dieser Fläche im Minimum 18000 Zellen mit je einer Ölkugel von 4—6 μ Durchmesser enthält. Diese Schätzung erfolgte mittels eines Okularmikrometers mit netzförmiger Teilung (eine quadratische Fläche von 5 mm Seitenlänge durch sich rechtwinklig kreuzende Linien in 100 kleinere Quadrate geteilt). Eine andere aus einem etwas feinkörnigeren Granit stammende Ölkugelplatte bestand im Minimum aus 5000, im Maximum aus 6250 Zellen, fast jede mit einem Fettropfen von 8 μ, bei länglichrunder Gestalt von 5 : 10 μ Durchmesser, während die ganze Zellplatte 0,6 · 0,8 mm Flächeninhalt besaß.

In jugendlichen Ölzellplatten enthält jede Zelle zahlreiche kleine Fettröpfchen (Taf. I, Fig. 4), ihre Wände sind noch dünn, der Übergang in das bogenförmige Randnetz, die Entstehung aus diesem ist unverkennbar. In älteren sind die Zellwände oft doppelt, an manchen Eckpunkten sogar dreifach konturiert (V. M. Fig. 9); ihr Rand ist gelappt und läuft weder in ein Bogennetz zarter Hyphen noch in borstenförmige Zellen aus.

In Kristallen, die an der Oberfläche liegen und parallel zu dieser gerichtet sind, dringen die Zellplatten nicht nur 0,5 mm tief ein, sondern ihre Ausbreitung hängt, wie es scheint, ausschließlich von der Ausbreitung des Glimmerblattes selbst ab; sicher habe ich sie 1,5 bis 2 mm vom Rand desselben entfernt noch nachweisen können.

Rhizocarpon geographicum (L.) DC.

Der untersuchte Granit stammte teils von Bärental im Schwarzwalde, teils vom Kapellenberg bei Schönberg. Jener enthielt rötlichen Orthoklas und war arm an beiden Glimmerarten, dieser grobkörnig und reicher an lichtem als an dunklem Glimmer. Der mikroskopische Befund war im wesentlichen der gleiche, insofern dieselben drei Elemente auftraten: Protothallushyphen, zartes Netz- oder etwas derberes Stranggewebe und unter günstigen Umständen, d. h. in oberflächlich und parallel gelegenen Glimmerkristallen auch noch Gonidien. Gemeinsam ist ihnen außerdem der Reichtum an diesen Flechtenbestandteilen und die Tiefe, bis zu welcher sie in die Kristalle eingedrungen sind. Dagegen habe ich im Bärentaler Granit fettführende Zellen vergeblich gesucht, was aus der Glimmerarmut desselben leicht erklärlich ist.

I, 1. Von rechtwinklig gelagerten Kristallen aus Schwarzwälder Granit war einer 2 qmm groß und auf zweien von den fünf Blättchen, in die er zerlegt worden war, über und über mit Hyphensträngen bewachsen. Beim Spalten war ein Teil dieses Hyphenstrangnetzes an dem einen Blättchen, der Rest am zweiten haften geblieben, die, übereinandergelegt, sich zum vollen Netz ergänzten. Bei gesonderter Betrachtung der beiden Blätter waren an den Abrißstellen die Atzungsspuren der abgerissenen Strangstücke stellenweise deutlich zu verfolgen.

I, 2. In einem anderen Glimmerkristall, der mit einem nur 1 mm breiten, stielartigen Fortsatz an den Thallus heran- und mit zwei löffelartigen Verbreiterungen von je 4 mm Länge ins Innere des Gesteins hinabreichte, hatten sich Hpyhen durch den schmalen Stiel in Form mehrerer Paraplektenchymplatten bis 200 μ, eine von ihnen sogar 3 mm weit in dem oberen löffelartigen Fortsatz ausgebreitet. Die größte derselben war fast lückenlos und von völlig gleichförmiger Beschaffenheit. Die anderen bestanden aus den schon früher beschriebenen strangartigen Zellzügen (Zellen 5—6 μ breit, 14—17 μ lang), deren kleinere Lücken mit einem aus iso-

diametrischen Zellen bestehenden Gewebe erfüllt sind, während sich in den größeren ein dünnfädiges Zellnetz ausbreitet (V. M. Fig. 3) von derselben Beschaffenheit wie das, welches vom inneren Rande der Paraplektenchymplatten bis zum Grunde des verbreiterten Glimmerblattes, also bis in 4 mm Tiefe hinabreicht, ja hier sogar noch durch einen schmalen Verbindungsgang in die zweite Verbreiterung des Kristalls übertritt. Allerdings sind die hier verlaufenden Hyphen äußerst zart, nur 1 μ dick, ungegliedert oder sehr langgliedrig, gerade gestreckt, mit wenig kurzen Seitenzweigen versehen und fast ohne Anastomosen; nur selten kommt es bei parallel verlaufenden Fäden vor, daß sie an einzelnen Punkten miteinander verschmelzen, um sich gleich darauf wieder zu trennen (Taf. II, Fig. 19).

II. Das Verhalten der Flechte zu oberflächlich und parallel zur Thallusausbreitung gerichteten Glimmerkristallen habe ich an Schönberger grobkörnigem Granit verfolgt und dabei gefunden, daß diese auch noch von Protothallushyphen und Gonidien bewohnt werden, sowie reich an fettführenden Zellen sind: Ein etwa 15 qmm großer, fast quadratisch gestalteter Kristall, der an drei Seiten von einem erhöhten Rande anderer Mineralien überwallt, an der vierten Seite frei endigte und hier treppenartig abgestuft war, zeigte schon mit unbewaffnetem Auge betrachtet einen etwa 1 mm breiten, ganz dunkelgrünen, fast schwarzen, hierauf einen 2—3 mm breiten hellgünen Saum. Unter dem Mikroskop erwies sich der erstere aus den perlschnurartigen grünschwarzen oder braunen dickwandigen, wurzelartig verzweigten Hyphen zusammengesetzt (V. M. Fig. 1), die als Protothallus von *Rhizocarpon geographicum* bezeichnet werden und bei Lupenbetrachtung besonders deutlich in der Umgebung erster, einziger Lagerfelder zu sehen sind, wo sie sich in strahlenförmiger Anordnung auf Quarz oder Orthoklas ausbreiten. Hier, in unserem Falle haben sie sich nicht auf der Oberfläche des glatten Kristalls ausgebreitet, sondern sind in ihn hineingewachsen und konnten auf allen fünf Blättern, in welche er zerlegt worden war, nachgewiesen werden, auf der ersten Spaltungsfläche bis zu 1,5 mm Randabstand, auf dem letzten und tiefsten bis in 0,4 mm. Auf den ersten vier Spaltungsflächen sind die älteren und dickeren Hyphen torulös, die dünneren, folglich auch die Enden und Zweigspitzen der älteren nicht rosenkranz- sondern rein fadenförmig. Jene sind so dunkelgrün gefärbt, daß die Zellstruktur nur schwierig zu erkennen ist, diese heller, jene sind in der Zahl von acht bis

zehn zu Strängen verwachsen, von denen die breitesten über 40 μ Durchmesser besaßen. Auch auf dem fünften Blatt sind sie noch zu 10—12 μ breiten Strängen vereinigt, aber nie mehr als drei Fäden. — Vier von den fünf Glimmerblättchen enthielten auch Gonidien, das dritte und vierte bloß am Rande, die ersten beiden außerdem noch bis in die äußerste peripherische Zone, also bis in 1,5 mm Randabstand. Hier bildeten die Algenkugeln aber nur rundliche Nester von 40, 80 und höchstens 150 μ Durchmesser und waren auf dem ersten Blatt mit hellgrünen, auf dem zweiten einige mit braunen Hyphen in Kontakt, meist aber von farblosen Fäden umsponnen. — Die eben erwähnte braune Hyphe war besonders in der Nähe des Glimmerrandes stark torulös (Zellen 4—5 μ lang, 6—8 μ dick) und auf den ersten vier Spaltungsflächen zu bemerken. Von der dunkelgrünen Protothallushyphe unterscheidet sie sich hauptsächlich durch ihren unregelmäßigen Verlauf in Windungen, unabhängig von den strahlenförmig angeordneten grünen Hyphen, durch ihr spärliches Auftreten und ihre mäßige Verzweigung. Die Zweige sind meist kurz, zum Teil sogar einzellig und stehen in der Regel in einem rechten Winkel vom Stamm ab. Die einzelligen runden sich genau kugelförmig ab und lösen sich schließlich vom Mutterfaden oder bleiben nur in ganz lockerer Verbindung mit ihm. Ein Strang aus zwei grünen Hyphen, die zwischen sich eine braune einschließen und über 150 μ weit miteinander vereinigt bleiben, um sich dann wieder zu trennen, stellt wohl nur eine zufällige Verschmelzung zweier fremder Elemente dar. Denn die durchaus abweichende Beschaffenheit der betreffenden Hyphenart legt die Vermutung nahe, daß sie einem auf der Flechte schmarotzenden Pilz angehört, von dem Fruktifikationen zu finden ich mich leider vergeblich bemüht habe, wogegen seine Hyphen sogar auf ganz jugendlichen Thallusanlagen desselben Granitstücks nachgewiesen werden konnten.

Die zweite Zone des in Rede stehenden Glimmerkristalls verdankt ihre hellgrüne Farbe teils den äußersten Enden der grünen Protothallusfäden, teils und hauptsächlich den Gonidien. Letztere sind entweder zu Platten oder nur nesterartig vereinigt und meistenteils von zarten, farblosen Hyphen umsponnen, welche auch Lücken zwischen den Nestern netzartig ausfüllen. Der Durchmesser der Gonidiengruppen schwankt zwischen 20 und 90 μ.

Die mit bloßem Auge nicht mehr wahrnehmbare Zone wird nur von den zarten, farblosen, zu einem weitmaschigen Netz ver-

bundenen Hyphen gebildet. Besonders auffällig ist an diesem der Innenrand, weil er aus mehreren Reihen kleiner und großer Bögen besteht, ähnlich wie bei *Aspicilia gibbosa* (Ach.) beschrieben wurde, nur daß sie hier viel stärker vorgewölbt, fast kreis-, manchmal sogar ei- bis birnenförmig sind. Daß auch diese zarten Fäden bei parallelem Verlauf strangartige Anastomosen bilden können, zeigt die bei 520facher Vergrößerung gezeichnete Fig. 19 (Taf. II).

In der soeben beschriebenen äußersten Rhizoidenzone habe ich keine Ölzellen bemerkt, wohl aber treten sie in der hellgrünen Gonidienzone auf, entweder in Gruppen von zwei bis drei hintereinander, jede einzelne im Durchmesser 6—8 μ haltend (Taf. I, Fig. 6) oder zu Ölhyphen vereinigt, die ein engmaschiges Netz bilden (Taf. I, Fig. 7). Diese stellen einen fortgeschritteneren Zustand von jenen dar und finden sich auch in geringerem Randabstand; zuletzt können sie zu fast lückenlosen Zellplatten von 240 und mehr μ Längsausdehnung verwachsen. Nach 12- bis 24stündigem Liegen in Alkannatinktur war der Inhalt dieser Zellen stets intensiv rot gefärbt, während sich die Gonidien nicht verändert hatten. Ihre Weite betrug 7 : 10 μ bis 8,5 : 10 μ bei den länglichrunden, 7,5 bis 8,5 μ bei den kugelrunden.

Auf dem vierten und fünften Glimmerblättchen trat noch eine neue eigentümliche Gewebeform auf. Sie besteht zuerst aus traubenförmig angeordneten, äußerst kleinen polyedrischen Zellen von nicht mehr als 2—3 μ Durchmesser und aus Zellfäden von 1 bis höchstens 1,5 μ Dicke (Taf. II, Fig. 21), die allesamt mit einem eiweißartigen Stoff erfüllt sind; denn von Alkanna wird er nicht, von Jodlösung gelb gefärbt. Durch Teilung und Vermehrung wachsen die traubenförmigen Gebilde schließlich zu lückenlosen Zellplatten heran (Taf. II, Fig. 20), die aus denselben Elementen von gleichen Dimensionen zusammengesetzt sind. Sie stellen möglicherweise Jugendzustände des früher beschriebenen, von Hyphensträngen durchzogenen Paraplektenchyms dar, oder es sind Teile eines fremden Organismus oder endlich Gonidiengruppen mit ganz blassem Chlorophyll. Was später aus ihnen wird, ob sie nach vollendetem Wachstum inhaltsleer sind, ob ihr Protoplasma durch Fett ersetzt wird, hat nicht ermittelt werden können.

Noch zahlreiche andere Glimmerkristalle aus Schönberger Granit, der teils von Felsblöcken abgeschlagen worden war, teils aus flechtenbewachsenen Lesesteinen bestand, wurden untersucht, die meisten nur auf einer oder einigen Spaltungsflächen, mehrere aber

auch unter systematischer Zerlegung in ganze Serien von 6 bis 15 aufeinander folgenden Blättchen. Der Erfolg war überall derselbe: die horizontal gelagerten Kristalle waren zum Teil von den verschiedenen Flechtenbestandteilen völlig durchseucht, unter den senkrechten waren einige ganz frei, die meisten aber wenigstens bis zu einer gewissen Tiefe mit Hyphen bedeckt.

III. Ein sehr feinkörniger Granit, dessen Fundort nicht ermittelt werden konnte, der aber wahrscheinlich aus dem Böhmerwald stammt und fast auf seiner ganzen Oberfläche mit *Rhizocarpon geographicum* bewachsen war, schien nach flüchtiger Untersuchung in seinen senkrechten Glimmerkristallen keine Hyphen zu führen; oberflächlich und horizontal gelagerte waren auf ihm überhaupt nicht zu finden.

Acarospora discreta (Ach.) Th. Fr.

Mittelkörniger Granit von Schönberg mit ungefähr gleich viel hellem wie dunklem Glimmer.

I. Von einem Kristall lichten Glimmers, der an der Bruchfläche des Granits glänzte, bis an den Thallus heranreichte und senkrecht zur Thallusausbreitung gerichtet war, wurde ein dünnes Blatt abgelöst und in zwei dünnere Blättchen gespalten, die größtenteils hell und durchsichtig, an ihrem nach außen gewendeten Rande aber weißlich trübe aussahen. Hier bestand der Rhizoidenteil der Flechte aus ölführenden, zu einschichtigen Zellplatten verwachsenen Sphäroidzellen von überraschend großer Zahl, wie man sie auf engem Raum beisammen wohl bei keiner Kalkflechte zu finden imstande ist.

Am Außenrande des ersten Blättchens treten zunächst braune, langgliedrige, nicht torulöse Hyphen auf, die etwa 4 μ dick und bis 20 μ lang sind, in größerem Abstand vom Rand immer heller und dünner, zuletzt farblos werden und dann mit den gewöhnlichen zarten Hyphen völlig übereinstimmen. Diese sind zu bandartigen Strängen von ziemlicher Breite verwachsen; Bänder von 10 bis 20, sogar 20 und mehr parallel und dicht aneinander gelagerten Hyphen sind nicht selten. Zwischen ihnen bleiben aber Lücken, die mit einem echten Paraplektenchym erfüllt sind; die Zellen dieses Gewebes führen Öl. Die Fettzellennester sind, wie das der Strangnatur des fädigen Gewebes entspricht, lanzettlich oder breit augenförmig, selten kreisrund, ersteres, wo das Stranggewebe, letzteres wo das Paraplektenchym vorwiegt. Ihr kleinster und größter

Durchmesser beträgt, um einige Beispiele anzuführen, 12 : 60, 32 : 60, 24 : 80, 40 : 120, bei den größeren 150 : 160 und 60 : 240 μ. Die ganze Gewebeplatte, an der diese Einzelheiten beobachtet worden sind, hatte 1200 : 800 μ = 960000 μ^2 Flächeninhalt. Rechnet man davon die Hälfte auf Stranggewebe, die andere Hälfte auf Sphäroidzellen, so kommen 480000 μ^2 auf letztere. Ist nun der Durchmesser einer solchen Zelle 9 μ, so beträgt ihr Flächeninhalt rund 80 μ^2, was 6000 Ölzellen ergeben würde. Zur Gegenprobe habe ich die Gewebeplatte mit dem Quadratmikrometer gemessen: sie war in 24 große Quadrate, jedes zu 100 kleinen, zerlegbar. Durchschnittlich kommen auf jedes kleine Quadrat 5 Sphäroidzellen, das macht im ganzen 12000. Da aber nur die Hälfte des Ganzen aus Kugelzellen besteht, würden 6000 am Rande dieses Glimmerblattes vereinigt sein. —

Die Alkannatinktur dringt nur schwer durch die Zellwände, weshalb der Inhalt längere Zeit ungefärbt bleibt. Aber ausgetretene Tropfen werden sofort gerötet, ebenso der durch Druck auf das Deckglas herausgepreßte, zu kleinen Kugeln abgerundete Inhalt (Taf. I, Fig. 2).

Auf dem zweiten Blättchen war das Gewebe durch zwei tiefe Einschnitte in drei ungleiche Lappen geteilt, von denen der mittlere der kleinste war, etwa 90 kleine Quadrate maß und zur Hälfte aus Stranggewebe bestand, also nur 225 Sphäroidzellen besaß. Der eine von den seitlichen Lappen entbehrte des Stranggewebes gänzlich, war 700 kleine Quadrate groß, bestand demnach aus 3500 Ölzellen, während der zweite bei einem Flächeninhalt von 850 Quadraten, wovon ein Viertel Stranggewebe war, rund 3000 führte.

Das sind im ganzen 12725 Ölzellen am Rande zweier Blättchen eines kleinen Glimmerkristalls eng miteinander vereinigt.

II. Von einem auf der Oberfläche gelegenen und parallel zur Thallusausbreitung gerichteten Kristall wurden fünf feinere Blättchen hergestellt und untersucht. Eins von ihnen, das sich durch seine graue Farbe und geringe Durchsichtigkeit auszeichnete, war auf seiner ganzen Oberfläche dicht mit Hyphengewebe bedeckt. Bis zu einem Randabstand von 200 μ war es sehr fetthaltig, auf eine Breite von 300 μ sogar zu einem, wenn auch lückenvollen Kugelgewebe, d. h. ölführenden Paraplektenchym umgestaltet. Rechts und links davon waren die Hyphen mit reihenweise angeordneten kleinen Öltröpfchen von nur 2, selten 3—4 μ Durchmesser erfüllt.

Also treten hier echte Ölhyphen auf, die um die größeren Tröpfchen herum auch etwas ausgebaucht sind, ganz wie bei den Kalkflechten (Taf. I, Fig. 1). — Dann folgt eine graue Schicht von zarten Hyphen, die parallel zueinander unter sich zu vielfädigen Strängen vereinigt sind, während diese, nach den verschiedensten Richtungen verlaufend, einen hier und da von größeren Lücken unterbrochenen Filz bilden. Der Durchmesser dieser Hyphen beträgt nur 2 μ, ihr Inhalt ist gleichmäßig hell; andere sind etwas dicker und zeigen im Inhalt stärker lichtbrechende Pünktchen, wahrscheinlich auch Öltröpfchen.

Das zweite Blättchen besaß keine Hyphen oder sonstige Flechtenbestandteile, das dritte aber bis zu 350 μ Randabstand farblose, wenig verzweigte und anastomosierte Einzelhyphen von 3—4 μ Durchmesser, die in 6—8 μ lange Zellen deutlich gegliedert waren und kein Fett führten. Die Lücken dieses weitmaschigen Hyphennetzes waren durch grünliche Algenzellen von länglicher Form und 2 : 4 μ Durchmesser meist ganz erfüllt. Das vierte Blättchen enthielt die gleichen Bestandteile bis zu 600 μ Randabstand, aber das Hyphennetz war viel dichter, kleinmaschiger, weil die Hyphen reichlicher verzweigt und anastomosiert waren; außerdem zeigten sich die Hyphen in unmittelbarer Nähe des Randes braun gefärbt und waren etwas dicker als die farblosen, aber in Gestalt und Verlauf ihnen völlig gleich. — Das fünfte Blättchen war wieder frei von Flechtenbestandteilen.

III. Ein kleiner, senkrecht zur Thallusausbreitung gerichteter Glimmerkristall von ungefähr 1 qmm Flächeninhalt wurde aus der Bruchfläche des Granitstückes herausgehoben und in fünf Blättchen zerlegt, von denen nur 2 Hyphen und zugleich Gonidien führten. Jene waren durchweg braun, dickwandig und stellenweise in ein ölführendes, aber ebenfalls braunwandiges Paraplektenchym umgewandelt. In der inneren zu einer strahlig-kristallinischen chloritischen Masse umgewandelten Hälfte des Kristalls waren, vielleicht nur infolge ihrer Undurchsichtigkeit, keinerlei Flechtenteile wahrnehmbar.

Pertusaria corallina (L.) Kbr.

Granit von Bergen bei Falkenstein, Neuengrün bei Schönberg und Wildstein im nördlichen Böhmen.

Die Flechte überzieht das Gestein in einer grob gefelderten, hellgrauen Schicht, die aus zahllosen, dicht beisammen stehenden

Isidien besteht. Nur hier und da ragt ein Quarzkorn über den Thallus nackt und frei empor oder liegt unbedeckt zwischen den gleich hohen, wenn nicht noch etwas höheren Thallusfeldern. Das könnte seinen Grund darin haben, daß *Pertusaria corallina* den Quarz noch weniger angreift als andere Flechten, bei denen die Erscheinung nicht so augenfällig ist, oder auch darin, daß sie die beiden anderen Bestandteile, nicht bloß den Glimmer stärker durch- und zersetzt als viele andere Arten und sich infolgedessen tiefer in den Granit einfrißt, wobei die Quarzkörner, wenigstens zum Teil und besonders die größeren, verschont bleiben. Gleichzeitig wächst der Thallus wegen seiner Isidienbildung stärker in die Dicke und überragt deshalb zuletzt die Quarzkristalle, die ursprünglich über ihn hervorsahen.

Wie leicht der Glimmer angegriffen wird, geht daraus hervor, daß man niemals oberflächlich und parallel zur Thallusausbreitung gelagerte Kristalle antrifft, und daß die senkrecht gelagerten nur schwer erkennbar sind und mit der Lupe aufgesucht werden müssen, weil sie ihren Glanz völlig verloren haben, kreideartig und undurchsichtig geworden sind. Auch auf den Bruchflächen der Granitstücke sind frische, glänzende Glimmerkristalle seltener und nur in jüngeren Thalli zu finden. Altere Lager von 12—15 cm Durchmesser, die darum auch dicker sind, führen immer nur völlig zersetzte, kreideweiß aussehende Glimmerkristalle, die allerdings ein inneres, unversehrtes oder weniger durchsetztes und darum noch glänzendes Ende haben können, wenn sie durch die unter dem Thallus befindliche tonartig lockere Masse hindurch bis zu dem noch festen, ungelockerten Granit reichen. Jene eigentümliche, erdige, weiße, zwischen Thallus und Fels eingeschobene Schicht ist meist nur 1 mm dick und so weich, daß sie sich mit dem Skalpell ritzen, schaben und schneiden läßt. Glüht man eine kleine Probe auf dem Platinblech, so erfolgt ein kurzes Aufflammen, von der Verbrennung der beigemengten organischen Substanz herrührend, hierauf eine vorübergehende Schwärzung von der verkohlten Hyphenmasse, und zuletzt bleibt ein weißer, dem Volumen nach nicht sichtlich verminderter, feinerdiger Rückstand übrig, der seinen reichlichen Gehalt an Tonerde durch die blaue Färbung zu erkennen gibt, die er beim Glühen mit Kobaltnitrat vor der Gebläseflamme annimmt. Nach alledem ist die weiße Substanz durch starke Zersetzung des Glimmers, schwächere des Orthoklas unter hervorragender Mitwirkung der Flechtenhyphen entstandener und mit

Quarzkörnern vermischter Ton. Nicht überall hat er diese gleichmäßige Beschaffenheit, sondern ist an manchen Punkten feinblättrig, an anderen von einzelnen Körnchen unterbrochen, welche dem Messer mehr Widerstand entgegensetzen; erstere sind zersetzter Glimmer, letztere noch nicht ganz kaolinisierter Orthoklas. Die tonartige Schicht unterhalb des Flechtenthallus fehlt ganz oder ist nur schwach entwickelt an dem Granit von Bergen mit wenig Glimmer und vorherrschendem Quarz, stärker an dem grobkörnigen Granit mit viel lichtem Glimmer und wenig Quarz von Blöcken, die am Weg von Voitersreuth nach Wildstein liegen, noch reichlicher an dem ganz besonders glimmerreichen und quarzarmen Granit von einer Feldmauer zwischen Schönberg und Ottengrün. An beiden letztgenannten Orten zeigt sich noch die eigentümliche Erscheinung, daß sich der Granit sozusagen „schält", d. h. sich in $^1/_2$ bis 1 cm dicken, handflächengroßen mit genannter Flechte bewachsenen Stücken von dem Fels ablöst, so daß man nur mit dem Messer darunter zu fahren braucht, um sie gänzlich von ihrer Unterlage zu trennen. Zur Hälfte ihrer Dicke bestehen diese Platten aus, äußerlich betrachtet, unversehrtem Granit, in dem die drei Bestandteile desselben noch deutlich erkennbar sind; dann folgt von innen nach außen die tonähnliche Schicht, endlich der, wenn man die Isidien mitrechnet, zwei- bis dreimal dickere Thallus.

Die mikroskopische Untersuchung umfaßte Glimmerkristalle aus der Thallus-, der tonartigen und der Granitschicht.

Im Bergener Granit (I), dem die tonähnliche Schicht fehlt, konnten Kristalle nur dem Querbruch zerschlagener Gesteinsstücke entnommen werden, in den „Schälplatten" (II) von Ottengrün und Wildstein war es möglich, sie von der Rückseite des Thallus her sowohl aus der Granit- als auch aus der Tonschicht heraus zu präparieren.

I, 1. In einem Falle konnte sogar ein schief aus dem Thallus herausragender, also halb oberflächlich, wenn auch nicht parallel zur Thallusausbreitung gelagerter Kristall untersucht werden. Er zeigte zweierlei Hyphen, a. die zarten, dünnwandigen, farblosen, die reich verzweigt und zu einem Netz anastomosiert waren, und b. die perlschnurartigen, dick- und braunwandigen, die sich nie weit vom Rand des Glimmerblattes entfernen.

I, 2. Ein dem Querbruch entnommener, zur Thallusausbreitung genau senkrecht gelagerter Kristall wurde in zwei Platten zerlegt, von diesen die eine in zwei, die andere in drei noch dünnere

Blättchen zerspalten. Alle waren von zarten Hyphen durchzogen, am Rande so reichlich, daß sie eine zusammenhängende, fast lückenlose Hyphenplatte bildeten, in welche drei- und vierzellige Gonidiengruppen eingebettet waren. Der ziemlich langgestreckte Kristall zieht sich von der Gesteinsoberfläche mehr zurück und ist weiterhin durch eine 1 mm dicke Orthoklasmasse vom Thallus getrennt. Die dritte abgespaltene Platte stammte schon von dieser Stelle und zeigte nach ihrer Zerlegung in vier Blättchen keine Spur von Hyphen. Noch ein viertes und in sieben Blättchen zerlegtes Glimmerblatt erwies sich auch als hyphenlos, woraus folgt, daß unzersetzter Orthoklas für Flechtenhyphen undurchdringlich ist.

I, 3. Ein etwa 4 : 4 mm messender Glimmerkristall, der einer anderen Bruchfläche desselben Granistücks entnommen worden war, reichte in seiner ganzen Breite bis an den Thallus. Zwei Blätter, von denen jedes wieder in zwei dünnere zerlegt worden war, enthielten ohne Ausnahme bedeutende Hyphenausbreitungen von netzartiger Form, die aber von einzelnen und zu Strängen verwachsenen weiteren Zellfäden durchsetzt waren. Eins der Blätter war glücklicherweise gerade so gespalten, daß das Hyphennetz an einem der Blättchen haften geblieben war, vom anderen sich losgerissen hatte. Letzteres zeigte nun von der Spaltseite betrachtet einen deutlichen Abdruck des Hyphennetzes, ein Beweis, daß die Hyphen nicht nur mechanisch zwischen zwei Glimmerblätter eindringen, sondern sich chemisch in die Glimmersubstanz einfressen.

II, 2. Aus Wildsteiner Granit, einer „Schälplatte", wurde ein brauner, bis an die Oberfläche reichender Glimmerkristall heraus präpariert und in dünnere Blättchen zerlegt, die alle ungewöhnlich reich an netzartig verbundenen Hyphen waren. Zwischen manchen auseinander gedrängten Blättern hatte sich sogar ein so dickes Hyphengeflecht gebildet, daß es in gewissen Einzelheiten bei auffallendem Licht besser zu erkennen war, als bei durchfallendem. Die strangartig vereinigten, kräftigen Hyphen zeigten dann einen Verlauf, der mit dem der Randhyphen des sogenannten Protothallus völlig übereinstimmt. — Auf einem ganz dünnen Spaltblättchen waren außer den starken, bräunlich gefärbten, bis 3 μ dicken und 10 μ langen, aber nicht bauchig aufgetriebenen Zellen auch noch die gewöhnlichen zarten, farblosen Hyphen zu sehen.

II, 1. Derselbe Gegensatz war auch an einem zweiten ebenfalls rechtwinklig gelagerten Kristall aus der tonartigen Masse bemerkbar: die Protothallushyphen waren auch strangartig vereinigt,

aber die zarten zu einem echten Paraplektenchym umgebildet, dessen Zellen 6—8 μ Durchmesser hatten und meist ganz oder wenigstens teilweise entleert waren. Beide Gewebeformen bildeten zusammenhängende Platten mit nach innen gewellten Umrissen.

II, 3. Hierauf wurde ein etwa 10 qmm großes Spaltungsblatt eines aus der Thallus- bis in die Granitschicht reichenden Kristalls in vier kleinere und sechs größere Blättchen zerlegt. Sie waren über und über mit Hyphengewebe von dem gleichen Bau wie im vorigen Kristall bedeckt, nur mit dem Unterschied, daß die Lücken zwischen den Hyphensträngen im größten Randabstand noch nicht ganz mit Paraplektenchym erfüllt, sondern nur von einzelnen zarten Hyphen durchzogen waren, denen aber zahlreiche kleine und einzelne größere Kugeln, auch bisweilen Doppelkugeln von biskuitartiger Form angeheftet waren, und die offenbar als die Anfänge des späteren, die Lücken ganz ausfüllenden Paraplektenchyms angesehen werden müssen. Diese Kugeln führen aber nicht Fett; ölhaltige Sphäroidzellen fehlen der Rhizoidenzone von *Pertusaria corallina* gänzlich.

III. Von einer Ottengrüner Schälplatte wurden drei senkrecht gelagerte Kristalle untersucht, von denen die beiden ersten zum kleineren Teil der tonartigen Schicht eingelagert waren und von ihr bis in die Granitschicht reichten. III, 1. Der erste wurde in vier Blättchen zerlegt, von denen das erste bis 1,6 mm, das zweite bis 0,8, das dritte bis 1,0 mm Randabstand mit Flechtenbestandteilen bedeckt war. Gonidien fehlten, aber die Hyphen waren um so reichlicher vertreten, sowohl strangartig verwachsene, als auch netzartig anastomosierte, und vor allem das paraplektenchymatische Füllgewebe, dessen 6—8 μ weite, rundliche Zellen ein bis vier Kügelchen eines farblosen Inhalts führten, der von Jodlösung gelb, von Alkanna nicht gefärbt wurde. Der Innenrand des Paraplektenchyms geht in ein 200 μ breites, sehr feinfädiges Hyphennetz über. — Da nun der in Rede stehende Kristall nur 0,6 mm tief in die tonartige Schicht eingebettet war, auf diese Breite hin auch völlig kreideähnliche Beschaffenheit angenommen hatte, gehörte der 0,2 bis 1,0 mm breite Innenteil des gemessenen Hyphengewebes schon der Granitschicht an.

III, 2. Noch auffallender war das an dem nächsten Kristall von 2,8 mm Länge und 2 mm Breite. Er wurde in sechs Blättchen gespalten, welche samt und sonders einen schmalen kreideweißen Außenrand besaßen. Er war bei den vier ersten Blättchen 400,

beim fünften 300, beim letzten 200 μ breit. Der 2,4—2,6 mm breite Rest dieser Blättchen war farblos, glänzend und durchsichtig. — Der weiße Rand enthält bis auf etwa 300 μ Randabstand ein dichtes, filzartiges Gewebe von Hyphen, die teils nach den verschiedensten Richtungen verlaufen, teils, wenigstens auf einem der fünf Glimmerblätter, vorwiegend dem Rande parallel ziehen. Nach innen folgt ein etwa 100 μ breiter Saum von weniger stark verfilzten, mehr netzartig verbundenen Fäden mit vielen Luftbläschen in den Maschen, ein Beweis, daß die Blättchen bis in diese Tiefe gespalten und um einen Bruchteil der Hyphendicke voneinander getrennt sind. Die Ausgangsstelle für die Spaltung ist aber in der 300 μ breiten Randzone zu suchen, wo sich die Hyphen so vermehrt haben, daß das stark undurchsichtige Gewebe auch auf den dünnsten Blättchen aus mehreren Hyphenlagen besteht, wo also ein Dickenwachstum nicht allein der einzelnen Fäden, sondern vielmehr des ganzen Gewebes durch Vermehrung der Hyphen stattgefunden hat. Infolgedessen sind die Glimmerlamellen auseinander gedrängt, die ehemaligen Luftlücken aber durch wuchernde Hyphen längst ausgefüllt worden. — Innerhalb der zweiten, 100 μ breiten Zone folgt die dritte, die glashelle Partie des Kristalls, die ein äußerst zartes Netz feinster Pilzfäden besitzt; sie haben sich, die Glimmersubstanz chemisch auflösend, in sie eingefressen, sind meist nur 1 μ dick, ganz farblos und ohne sichtbare Querwände. Zwischen ihnen verlaufen aber auch einzelne dickere, farblose Hyphen, beide bis auf 700, auf dem fünften Blättchen sogar 1200 μ Randabstand. Letzteres aber hat seinen besonderen Grund: der Kristall besitzt nämlich einen kräftigen Querriß, der etwa 700 μ vom Rand entfernt von einer Längsseite aus bis in die Mitte der Kristallfläche reicht und mit dem Außenrand schwach divergiert. Dieses Eingangstor hat ein aus der Umgebung, der tonartigen Substanz, kommender Pilzfaden benutzt, um von der Seite her in den Glimmer einzudringen. Natürlich mußte sich der Eindringling nach der Seite und in den Raum hinein ausbreiten, welcher von dem anderen Gewebe noch frei gelassen worden war, d. h. von der Eingangspforte vorwiegend nach der gegenüberliegenden Seite und nach innen. Dieser Umstand aber beweist, daß die halb oder ganz zersetzte, schon tonähnlich gewordene Kaolinmasse für Hyphen durchdringlich ist. Hiermit ist auch mikroskopisch nachgewiesen, was die Verkohlungsprobe einer gewissen Menge dieser Masse gezeigt hat, nämlich eine gleichmäßige Schwärzung beim Glühen auf dem Platinblech, folglich auch

eine gleichmäßige Durchsetzung mit Hyphen und überhaupt Flechtenbestandteilen.

III, 3, Ganz ähnliche Verhältnisse fand ich bei einem Kristall, der mit 1 mm seiner Länge in die Kaolinschicht, mit 2 mm in die Granitschicht eingebettet war und in 13 feinere Blättchen zerlegt werden konnte.

III, 4. Ganz anders verhält es sich dagegen mit Glimmerkristallen, die von der Rückseite der Granitschicht einer Schälplatte stammten und nicht bis an die tonartige Schicht heranreichten. Auch diese Kristalle können allerlei Pilzbestandteile, überhaupt pflanzliche Organismen führen, aber von ganz anderer Beschaffenheit als die der oben beschriebenen, so daß ihre Nichtzugehörigkeit zu *Pertusaria corallina* auf den ersten Blick ersichtlich war: z. B. Gruppen hefeartig gestalteter Zellen, ein braunwandiges Parenchym mit Zellen von 16—20 μ Durchmesser. Wie diese Pflanzen hierherkommen, ist leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, daß die Schälplatten des mit *Pertusaria corallina* bewachsenen Granits stets etwas konvex und infolge dieser Wölbung in der Mitte geborsten sind. Durch die mehr oder weniger zahlreichen, oft mehrere Millimeter weiten Spalten können fremde, vom Wind angewehte Sporen leicht ins Innere dringen, um in der feuchten Höhle zu keimen. Einen geeigneten Nährboden für ihre Entwicklung finden sie nicht in der von dem kräftig vegetierenden Flechtenthallus eingenommenen äußeren Hälfte der Schälplatte, sondern nur in den Glimmerkristallen an der Innenseite.

Auch bei

Rhizocarpon atroalbum Arn.

konnte eine Kaolinisierung von Orthoklas unterhalb des Thallus bemerkt werden. Der durch Fig. 18 auf Taf. II veranschaulichte, senkrecht zum Flechtenlager gerichtete Kristall maß von *a* nach *b* 5, von *c* nach *d* 6 mm und war vom Außenrande *a c* an gerechnet etwa $^3/_4$ mm tief ungemein reichlich von Hyphen durchsetzt. Ein Blättchen z. B. aus der Ecke *a* von 400 : 600 μ Ausdehnung, das in vier dünnere zerlegt wurde, besaß auf dem zweiten zwar keine Gonidien, aber ein so enges Netz von Hyphen, daß es stellenweise fast einen filzartigen Eindruck machte, an anderen Stellen Sphäroidzellen von 7 : 8,5 μ Weite, an noch anderen ganze Platten solcher zu einem echten Paraplektenchym vereinigt. Am Rande auch dieser Gruppen fehlten die Borstenzellen nicht. — Die Ecke *c* desselben

Kristalls war vom Thallus unmittelbar bedeckt, aber auch nicht mehr von Hyphen durchwuchert als die oben beschriebene, die von einer dünnen Kaolinlage bedeckt war, wobei allerdings unentschieden bleiben muß, ob die letztere von *c* aus besiedelt worden ist, oder ob die Hyphen nachträglich von oben her durch den Kaolin hindurchgedrungen sind, was nach Beobachtungen an *Pertusaria corallina* leicht möglich ist, wogegen in Glimmerkristallen, die von unverwittertem Orthoklas bedeckt sind, nie Hyphen gefunden werden.

Mit gleicher Genauigkeit wie die bisher behandelten Flechten sind auch noch *Lecidea crustulata* Ach., *L. macrocarpa* DC., *Buellia aethalea* Ach. und *Lithoicea chlorotica* Hepp., weniger genau, d. h. nur in ein bis zwei Kristallen *Acarospora fuscata* Th. Fr., *Lecanora badia* Ach., *L. polytropa* (Ehrh.) und *Calicium chlorinum* Kbr. untersucht worden, alle mit dem gleichen Erfolg. Blattflechten, von denen manche, wie *Parmelia olivacea* (L.) Ach., *P. saxatilis* (L.) Fr. u. a. oft über quadratfußgroße Flächen des Granits bedecken, habe ich nicht mit in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen, weil man nicht sicher ist, ob der *Parmelia*-Vegetation eine Generation von Krustenflechten vorausgegangen ist. Damit soll nicht behauptet werden, daß diese Reihenfolge immer eingehalten wird; für *P. olivacea* konnte ich nachweisen, daß sie sich sogar auf reinem Quarz ohne Vorgängerin anzusiedeln vermag. Ihr Thallus wird von den Rhizinen wie von kurzen Säulen getragen, deren Fuß wie mit abgeplatteter Saugscheibe der Unterlage anhaftet. Ob sie an dieser nur durch Adhäsion festhängen gleich den Saugscheiben der Ranken von *Ampelopsis hederacea*, oder ob sie auf das Substrat auch chemisch einwirken und wohl gar feine Hyphen in dasselbe hinabsenden, wird sich an Quarz wohl kaum, leichter an Granit feststellen lassen, wenn die eine oder andere der Rhizinen dem Außenrand eines senkrecht gelegenen Glimmerkristalls aufsitzt.

Plauen, den 17. Juni 1906.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1. *Acarospora discreta* (Ach.): Ölhyphen und ölführendes Stranggewebe. 220/1.

Fig. 2. Ölführendes Paraplektenchym, von ebensolchem Prosoplektenchym durchzogen. 220/1.

Fig. 3. *Aspicilia gibbosa* (Ach.): Ölführendes Paraplektenchym; die meisten Zellen mit je einem Öltropfen prall angefüllt. 220/1.

Fig. 4. Ölführendes Paraplektenchym in jugendlicherem Zustande; die meisten Zellen mit vielen kleinen Öltröpfchen. 520/1.

Fig. 5. *Lecidea macrocarpa* (DC.): Ölführende Sphäroidzellen in traubenförmiger Anordnung. 220/1.

Fig. 6. *Rhizocarpon geographicum* DC.: Ölhyphen, jugendlicher Zustand. 220/1.

Fig. 7. Ölhyphen, fortgeschrittener Zustand. 520/1.

Fig. 8. *Sphyridium byssoides* (L.): Hyphe mit eiweißführenden Sphäroidzellen. 520/1.

Fig. 9. Paraplektenchymartige Zellgruppe, eiweißführend. 520/1.

Fig. 10. *Lithoicea chlorotica* (Ach.): Ausschnitt aus der Haftplatte nahe dem Rande; die dunkel gezeichneten Zellen sind braunwandig. Ölführendes Paraplektenchym. 220/1.

Fig. 11. Fransenartige Fortsätze vom Rande derselben Haftplatte. 220/1.

Die Figuren 1, 2, 3, 5, 6, 7 sind nach Behandlung der Präparate mit Osmiumsäure, durch welche das Fett geschwärzt worden ist, gezeichnet.

Tafel II.

Fig. 12. *Acarospora fuscata* Th. Fr.: Hyphenumsponnene Gonidiengruppen in geringem Randabstand; älterer Zustand. 220/1.

Fig. 13. Hyphenumsponnene Gonidiengruppen in größerem Randabstand; jugendlicher Zustand. 220/1.

Fig. 14. *Lecidea crustulata* (Ach.): Prosoplektenchym (Stranggewebe). 220/1.

Fig. 15. Hyphe mit reihenweise angeordneten Gonidien. 520/1.

Fig. 16. Gonidiengruppen in Berührung mit Hyphen. 520/1.

Fig. 17. *Rhizocarpon atroalbum* Arn.: Zwei Paraplektenchymplatten, A mit Borstenzellen, B tiefer liegend als A. 520/1.

Fig. 18. Partie aus dem Querbruch eines flechtenbewachsenen Granitstückes. G = Glimmer, O = kaolinisierter Orthoklas, th. = Thallus. 3/1.

Fig. 19. *Rhizocarpon geographicum* DC.: Zarte Hyphen in Anastomose. 520/1.

Fig. 20. Sehr kleinzelliges Paraplektenchym von unbekannter Zugehörigkeit.

Fig. 21. Dieselben Zellen in traubenförmiger Anordnung.

Alle Figuren mit Ausnahme von Nr. 18 sind mit Zeichenprisma gezeichnet worden.

Über Restitutionserscheinungen an Blättern von Gesneriaceen.

Von

Wilhelm Figdor.

Mit Tafel III und 3 Textfiguren.

Die Keimpflanzen verschiedener Gesneriaceen zeigen unter anderem die Eigentümlichkeit, daß die beiden Cotyledonen bereits im jugendlichsten Alter ungleich groß sind. Normalerweise entwickelt sich nur das eine Keimblatt und zwar das größere mit Hilfe eines an seiner Basis befindlichen Meristems zu einem Assimilationsorgane, dem einzigen, welches seitens des Individuums zeitlebens gebildet wird, während das andere, das kleinere, verhältnismäßig bald sein Wachstum einstellt und sodann abgeworfen wird[1]).

Pischinger[2]) hat an den Cotyledonen von *Streptocarpus Wendlandi* Damm. und *Monophyllaea Horsfieldii* R. Br., Gesneriaceen, welche die eben erwähnten morphologisch höchst interessanten Verhältnisse aufweisen[3]), Regenerationsversuche ausgeführt und gefunden, daß bei beiden Arten eine Regeneration des größeren Cotyledo meist stattfindet, wenn sein basales Meristem ganz oder wenigstens teilweise erhalten bleibt[4]), hingegen ist *Streptocarpus*

---

1) Hinsichtlich des morphologischen Aufbaues der Gesneriaceen vgl. K. Fritsch, Die Keimpflanzen der Gesneriaceen usw. bei G. Fischer (Jena) 1904, und die daselbst angeführte Literatur, ferner H. N. Ridley, Note on the foliar organs of *Monophyllaea*. Ann. of botany, Bd. 20, 1906, S. 213.

2) Pischinger, Über Aufbau und Regeneration des Assimilationsapparates von *Streptocarpus* und *Monophyllaea*. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, Math. naturwissenschaftliche Klasse, Bd. 111, Abt. I, 1902.

3) Wodurch diese verursacht werden, ist unbekannt; meine Bemühungen, die Ungleichblättrigkeit, oder wie Fritsch sich ausdrückt (a. a. O. S. 116), die „Anisocotylie“ bei *Monophyllaea Horsfieldii* im Experiment (eine einseitige Licht- und Schwerkraftswirkung wurde gleichzeitig ausgeschaltet) zu beeinflussen, blieben gänzlich erfolglos, so daß die fragliche Erscheinung als inhärent induziert angesehen werden muß.

4) Pischinger, a. a. O., S. 296.

Wendlandi allein imstande, den gänzlich (samt dem Meristem) weggeschnittenen Cotyledo neu zu bilden[1]), *Monophyllaea* geht regelmäßig zugrunde, wenn der Cotyledo mit dem basalen Meristem entfernt wird[2]). Daß man nur das letzterwähnte Verhalten von *Streptocarpus Wendlandi* als eine „echte“ Regeneration (Restitution nach Küster)[3]) bezeichnen kann, ist klar und hebt Pischinger[4]) dies auch sehr richtig hervor. Nach meinem Dafürhalten ist jedoch der Beweis für eine Restitution der Blattspreite bei *Streptocarpus* von Pischinger nicht erbracht worden[5]) und zwar aus folgenden Gründen: Derselbe berichtet, daß bei *Streptocarpus Wendlandi* „bei vollständiger Entfernung des größeren Cotyledo einschließlich seines basalen Meristems an gleicher Stelle ein neues Blatt auftritt“[6]), wie die mikroskopische Untersuchung ergab, also in der Verlängerung des Mesocotyls, „während neu auftretende Laubblätter immer unter der Spitze des Mesocotyls entstehen und überdies durch die Rotfärbung ihrer Stiele leicht zu erkennen sind“[7]). Leider gibt Pischinger (derselbe trennte die Blattspreite samt dem an der Basis befindlichen Meristem durch einen zum Medianus senkrechten Schnitt ab) nicht an, wie lange er das Wachstum der Regenerate verfolgt hat. Man kann deshalb nicht mit Sicherheit entscheiden, ob hier wirklich ein weiterer Fall einer „echten“ Regeneration der

---

1) Pischinger, a. a. O., S. 293, 294, 300.

2) Pischinger, a. a. O., S. 296 und 300.

3) Küster, Pathologische Pflanzen-Anatomie, Jena (Fischer) 1903, S. 4. Derselbe behauptet in dem Kapitel Restitution (a. a. O., S. 9), „daß die bisher noch offene Frage, ob auch verstümmelte Blätter das Verlorene zu regenerieren imstande sind, in jüngster Zeit durch die Untersuchungen von Pischinger (*Streptocarpus, Monophyllaea*) im positiven Sinne beantwortet worden ist“. Bezüglich der *Monophyllaea* ist dies unrichtig. Vgl. das vorhergehende Zitat.

4) Pischinger, a. a. O., S. 296.

5) Auch Němec erscheint es fraglich, „ob die von Pischinger an *Streptocarpus* und *Monophyllaea* beobachteten Ersetzungen der Laubspreite echte Regenerationen darstellen; seiner Meinung nach stehen sie der Restitution sehr nahe“. Vgl. Němec, Studien über die Regeneration, Gebr. Borntraeger, Berlin 1905, S. 4.

6) Pischinger, a. a. O., S. 296.

7) Pischinger, a. a. O., S. 297. Meiner Auffassung nach sind diese „gestielten Laubblätter“ nichts anderes als Adventivbildungen von demselben morphologischen Aufbau, welchen die Keimpflanzen zeigen. Vgl. Figdor, Über Regeneration bei *Monophyllaea Horsfieldii* R. Br., Österr. botan. Zeitschr. 1903, S. 393 und Fritsch, a. a. O., S. 156 u. 182. Irrtümlicherweise steht in meiner Mitteilung auf S. 396, 8. Zeile von oben an Stelle „für *Streptocarpus Wendlandi*“ „für verschiedene *Streptocarpus*-Arten“.

Blattspreite[1]) vorliegt oder nur eine Adventivbildung in einem jungen Entwicklungsstadium; es wäre ja möglich, daß an Keimpflanzen gerade an der Verwundungsstelle eben dort, wo sich der wegoperierte Cotyledo befand, ein neues Blatt auftritt, und erst nach längerer Zeit zwischen diesem und dem Stumpfe des ursprünglichen Mesocotyls ein neues Mesocotyl eingeschaltet wird[2]). Eine derartige Entwicklungsfolge der einzelnen Teile von Adventivbildungen konnte ich z. B. bei einer anderen Gesneriacee, welche mit dem Genus *Streptocarpus* nahe verwandt ist, bei *Monophyllaea Horsfieldii* beobachten[3]). Zudem sieht man auf der der Arbeit Pischingers beigegebenen Taf. I, Fig. 8[4]) einen sechs Wochen alten regenerierten Cotyledo abgebildet, dessen Gestalt merklich von der normalen abweicht. Die größeren Cotyledonen annähernd gleichaltriger Pflanzen, welche ich in zahlreichen Kulturen an verschiedenen Orten zu sehen bekam, waren niemals an der Spitze abgestumpft und eingebuchtet. Nach meinem Dafürhalten wäre es höchst merkwürdig, daß das Regenerat eines Keimblattes, dessen an der Basis befindliches Meristem sich noch nicht entwickelt hat — in einem solchen Stadium wurden die Pflanzen operiert[5]), — so aussieht wie ein Assimilationsorgan, welches nur einen sekundären Zuwachs aufweist und dessen primäre Keimblattspreite bereits gänzlich abgestorben ist. Die Betrachtung der in Rede stehenden Figur machte diesen Eindruck auf mich. Über die histologische Untersuchung des Regenerats, welche uns betreffs des Wertes der Neubildung unzweifelhaft hätte Aufschluß geben können[6]), liegen keine Angaben vor.

---

1) Die einschlägige Literatur habe ich a. a. O. angeführt. Vgl. Figdor, Über Regeneration der Blattspreite bei *Scolopendrium scolopendrium*. Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. 24, 1906, S. 13. Ferner Goebel, Allgemeine Regenerationsprobleme, in den wiss. Ergebnissen des internat. bot. Kongresses Wien 1905 (bei G. Fischer in Jena 1906) und H. Przibram, Die Regeneration als allgemeine Erscheinung in den drei Reichen. Vortrag, gehalten auf der 78. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Stuttgart 1906.

2) Daß an älteren, bereits eine Infloreszenz tragenden *Streptocarpus*-Pflanzen (*St. Wendlandi*) Adventivsprosse auftreten können, wissen wir durch Goebel (Flora, Bd. 92, S. 138—142). Diese entstehen nach Entfernung des Blütenstandes und des Laubblattes mit Ausnahme seines untersten Teiles, soweit aus der Textabbildung zu ersehen ist, wenn nicht aus dem Wundcallus selbst, so doch in allernächster Nähe desselben.

3) Figdor, Regeneration bei *Monophyllaea*, a. a. O., S. 395.

4) Der Text hierzu Pischinger, a. a. O., S. 294 u. 301.

5) Pischinger, a. a. O., S. 292

6) Pischinger, a. a. O., S. 288.

Die eben erwähnten Momente boten die Veranlassung für mich, nochmals das Verhalten der Blätter von *Streptocarpus Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii*[1]) einer Verletzung gegenüber zu studieren, und besitzen, wie ich vorgreifend erwähnen will, die Assimilationsorgane erwähnter Pflanzen bis zu einem bestimmten Grade unter gewissen Umständen wirklich die Fähigkeit (Potenz), verloren gegangene Teile wieder zu ersetzen, zu restituieren.

Pischinger[2]) hat ferner bei den Blattrosetten bildenden *Streptocarpus*-Arten (*St. Gardeni* Hook., *St. hybridus*, *St. Rexii* var. *floribundus*) höchst interessante Korrelationsverhältnisse, welche zwischen der Verletzung des größeren Cotyledo und dem Wachstum des kleineren bestehen, beobachtet. Bei *St. Gardeni* wird nämlich „der größere Cotyledo, ob man ihn ganz oder teilweise wegschneidet, nicht regeneriert, weil es eben die Pflanze, die normalerweise mehrere Laubblätter bildet, nicht nötig hat.“ Der entfernte Cotyledo wird in der Regel durch den kleineren ersetzt, welcher entweder seine primäre Spreite vergrößert oder auch einen sekundären laubblattartigen Zuwachs zeigt. *St. hybridus* verhält sich bei vollständiger Entfernung des größeren Cotyledo ebenso wie *St. Gardeni* (auch hinsichtlich der Entwicklung des kleinen Cotyledo); bleibt jedoch ein Teil des basalen Meristems des größeren Cotyledo erhalten, so wächst dieser nach wie bei *St. Wendlandi*. Aus diesem Verhalten wird gemutmaßt, daß *St. hybridus* das Kreuzungsprodukt einer einblättrigen mit einer Rosetten bildenden Art sei. Ganz ähnliche Erscheinungen wie *St. hybridus* zeigt *St. Rexii* var. *floribundus*[3]).

Nach Fritsch[4]) wird das Genus *Streptocarpus* in die beiden Untergattungen *Streptocarpella* und *Eu-Streptocarpus* eingeteilt. Erstere ist die phylogenetisch ältere und gehören hierher die „*Caulescentes*“, während die „*Rosulati*“ und „*Unifoliati*“ der letzteren zuzuzählen sind. Nur mit diesen hat Pischinger, wie wir gesehen haben, gearbeitet und erschien es mir wünschenswert, anknüpfend an dessen Untersuchungen, das Verhalten der Keim-

1) Sämtliche *Monophyllaea*-Exemplare wurden aus Keimpflanzen aufgezogen, welche schon innerhalb der Frucht gekeimt hatten. Fritsch (a. a. O., S. 51) erwähnt, daß eine derartige Anzucht seinem Gärtner nicht gelungen ist. In der unten bezeichneten Anstalt werden stets die einzelnen Früchte mit den in denselben gekeimten Pflänzchen piquiert und, wenn die Sämlinge etwas herangewachsen sind, auseinander geteilt.

2) Pischinger, a. a. O., S. 298 u. 299.

3) a. a. O., S. 299.

4) Fritsch, a. a. O., S. 187.

und Hochblätter bezüglich der Regeneration bei einer caulescenten Form zu untersuchen. Es stand mir *St. caulescens* hierzu zur Verfügung[1]). Zum Vergleiche wurden auch zwei der Gruppe der *Rosulati* angehörige *Streptocarpus*-Arten *(St. Rexii, St. achimeniflorus)* herangezogen und eine andere Gesneriacee *(Saintpaulia ionantha)*, welche im morphologischen Aufbau der vegetativen Teile den „*Rosulati*" sehr ähnelt[2]).

In den folgenden Zeilen möge kurz auseinandergesetzt werden, in welcher Weise ich die Experimente behufs Lösung der beiden eben angegebenen Fragen eingeleitet habe, und sollen sodann die Versuchsergebnisse sowie einige Beobachtungen über Adventivbildungen an Blättern der *Monophyllaea* besprochen werden.

Versuchsanstellung.

Während Pischinger vermittelst einer scharfen, spitzen Schere die Spreite des größeren Cotyledo ganz oder teilweise entfernt hatte[3]), trennte ich mit Hilfe eines sehr gut schneidenden Messers, um Quetschwunden zu vermeiden, von den größeren Cotyledonen (nur an diesen stellte ich meine Untersuchungen an, wenn nichts anderes erwähnt ist) 1. verschieden gestaltete, an der Spitze gelegene Partien des primären Keimblattes und 2. die eine Blatthälfte der Länge nach ab (also die Hälfte der primären Keimblattspreite und des eigentlichen Laubblattes nebst dem an der Basis befindlichen Meristem); 3. wurden bei den einblättrigen Formen die Assimilationsorgane mitten durch in zwei möglichst gleich große Hälften gespalten. In diesem Falle hat es sich als vorteilhaft erwiesen, ein Skalpell zu verwenden, dessen Schneide krummsäbelförmig geschliffen ist und zu Beginn der Operation nicht die Spitze

---

1) Die Keimpflanzen verdankte ich dem Direktor des hiesigen bot. Gartens, Herrn Prof. R. v. Wettstein. Der Samen stammte aus dem bot. Garten zu Leyden. Bedauerlicherweise gelangten die Pflanzen nicht zur Blüte, so daß nicht mit Sicherheit zu sagen ist, ob der *St. caulescens* Vatke oder eine andere Art untersucht wurde. (Vgl. Fritsch, a. a. O., S, 19.) Die Beobachtungen an den Hochblättern dieser Art wurden sämtlich an Pflanzen angestellt, welche aus von Haage und Schmidt (Erfurt) erhaltenen Samen gezogen worden waren. Herr Prof. Fritsch hatte die Freundlichkeit, mir mitzu teilen (demselben sei hierfür bestens gedankt), daß dieser *Streptocarpus caulescens* jedenfalls identisch ist mit *St. Kirkii* Hook., und hinsichtlich des gleich zu erwähnenden *St. achimeniflorus*, daß die Pflanze unbedingt in den Formenkreis des *St. Rexii* (Hook.) Lindl. gehört.

2) Fritsch, a. a. O. S. 7 ff.

3) Pischinger, a. a. O., S. 292.

einzusetzen (um Stichwunden auszuschließen), sondern die Schneide „durchzuziehen". Anfänglich versuchte ich ein Verwachsen der beiden Spalthälften dadurch hintanzuhalten, daß ich in den Spalt dort, wo der Schnitt endete, einen Seidenfaden oder Glas- resp. Glimmersplitter einführte. Es stellte sich jedoch heraus, daß diese Vorsichtsmaßregel infolge der in den Blatthälften herrschenden Spannungsverhältnisse ganz überflüssig war, und sah ich deshalb später von der Durchführung derselben ab.

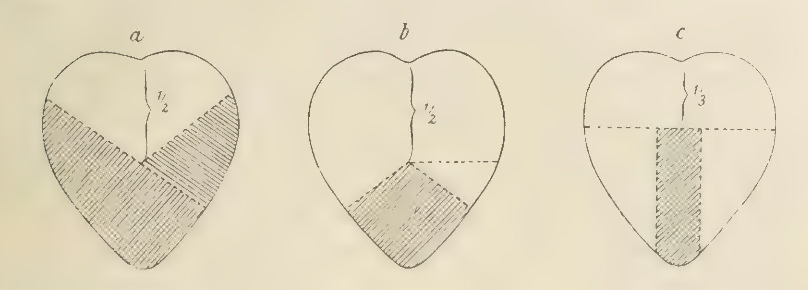
Wenn die Pflanzen imstande sind, verloren gegangene Blattteile vermittels eines echten Regenerationsprozesses (durch Restitution) zu ersetzen, so müßte von der Schnittfläche aus, wenn nur eine Partie der Blattlamina entfernt wurde, die ursprüngliche, normale Blattgestalt nach Verlauf einer gewissen Zeit wieder zur Gänze hergestellt werden, so daß von einer Verletzung überhaupt nichts mehr zu sehen ist, und in jenen Fällen, in welchen die Lamina gespalten wurde, sollte eine jede Blatthälfte der ganzen Länge des Spaltes nach sich zu einem normalen Blatte ausgestalten. Damit die Reaktion der Pflanzen gegenüber der Verwundung der Blätter möglichst klar zutage trete und nicht durch etwaige Korrelationsverhältnisse verdunkelt werde, ließ ich Achsen, Blätter und etwaig auftretende Adventivbildungen ungestört zur Entwicklung gelangen.

Da es mir einige Male infolge von Mangel an Versuchsobjekten nicht möglich war, an den zur Untersuchung herangezogenen Arten die verschiedenen Schnitte auszuführen, so werden in den nachfolgenden Abschnitten die untersuchten Gesneriaceen namentlich unter gleichzeitiger Berücksichtigung der für die Erscheinung der Regeneration wichtigen Momente (Größe der Blätter zur Zeit der Operation, Versuchsdauer usw.) erwähnt werden. Ein für allemal sei gesagt, daß sich die verwundeten Pflanzen stets unter den günstigsten Vegetationsbedingungen befanden, und insbesondere wurde wegen der Transpirationsverhältnisse fortwährend für eine genügende Sättigung der Luft mit Wasserdampf gesorgt. Ich hielt die Kulturen gewöhnlich in dem Schwitzkasten eines Warmhauses.

I. Verletzung der Spitzenregion des primären Keimblattes.

Teile der primären Keimblattspreite von *St. caulescens*, *St. Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii* wurden durch eine Schnittführung entfernt, welche aus den beigegebenen Textfiguren *a*, *b*, *c* deutlicher, als es durch irgend welche Beschreibung geschehen

kann, zu ersehen ist. Die auf der Zeichnung mit Schraffen angelegten Partien wurden weggeschnitten. Die Blattgestalt ist schematisiert, die Zahlen bedeuten die Bruchteile der Gesamtlänge des Medianus. Zur Zeit der Operation war dieser bei *St. caulescens* (27 Individuen) durchschnittlich 4 mm, bei *St. Wendlandi* (36 Pflanzen) 3 mm und *Monophyllaea Horsfieldii* (6 Pflanzen) 1,5 mm lang. An den von einer Art vorhandenen Exemplaren wurden die drei verschiedenen Schnitte in möglichst gleicher Zahl ausgeführt.



Sechs Wochen nach der Operation waren sämtliche *Streptocarpus*-Pflanzen zu kräftigen Individuen von annähernd der gleichen Größe, wie sie normale Pflanzen aufwiesen, herangewachsen, jedoch war in Übereinstimmung mit den Angaben Pischingers [1]) nirgends eine Restitution oder Adventivbildung zu beobachten. Die Schnittflächen, welche sich nach außen hin durch ein Wundgewebe abgeschlossen hatten, erschienen nur durch die Tätigkeit des an der Blattbasis befindlichen Meristems nach vorne geschoben (die Blätter des *St. Wendlandi* waren durchschnittlich 2,6 cm lang geworden, von der Blattbasis bis zur Verwundungsstelle des Medianus gemessen) und waren selbst noch nach 7 Monaten in der ursprünglichen Größe und Form an der Spitze der Blätter teilweise erkennbar. Bei einer Schnittführung, wie sie Textfig. *c* zeigt, waren die Blattspitzen gewöhnlich zangenförmig gegen- oder auch übereinander geneigt (Taf. III, Fig. 1). Bei dem mehrblättrigen *St. caulescens* hatten sich die Stengelglieder so wie die auf die Cotyledonen folgenden Blattpaare ganz normal entwickelt. Kein einziges *Monophyllaea*-Pflänzchen hingegen überstand die Verletzung, nach acht Wochen waren alle Individuen zugrunde gegangen. Daß sich

1) Pischinger, a. a. O. S. 296.

hier nicht das gleiche Resultat wie bei *Streptocarpus* eingestellt hatte, führe ich, wenn man von der niedrigen Zahl der Versuchspflanzen absieht, auf die Kleinheit der Blätter zur Zeit der Operation zurück.

II. Abtragung der einen Längshälfte des Assimilationsorgans.

Die eine Längshälfte des Keimblattes von allen eingangs erwähnten *Streptocarpus*-Arten, von *Saintpaulia jonantha* und *Monophyllaea* wurde ohne Verletzung des Medianus sowie des Meso- resp. Hypocotyls, eventuell des Blattstieles, abgeschnitten. Naturgemäß blieb auf diese Weise ein Teil des an der Blattbasis befindlichen Meristems erhalten. Die Länge der operierten Cotyledonen betrug bei *Streptocarpus Rexii* (25 Pflanzen) durchschnittlich 8 mm, bei *St. achimeniflorus* (18 Pflanzen) 9 mm, bei *Saintpaulia jonantha* (26 Pflanzen) 7 mm und *Monophyllaea* (6 Exemplare) 4,2 mm. Bezüglich des *St. caulescens* (13 Pflanzen) und *St. Wendlandi* (12 Pflanzen) gelten die im vorhergehenden Abschnitte angeführten Ausmaße. Bei allen *Streptocarpus*-Arten konnte man nach einer bei den verschiedenen Spezies infolge des Wundshockes verschieden langen Periode des Wachstumsstillstandes beobachten, daß der Rest des am Blattgrunde befindlichen Meristems der operierten Seite sich nahezu ebenso entwickelt hatte, wie das Meristem der intakt gebliebenen Blatthälfte selbst[1]) (Taf. III, Fig. 2 *a—h*, Fig. 3). Die Schnittwunde, welche sich mehr oder weniger gestreckt hatte, wurde auf diese Weise stets nach vorne gegen die Spitze und gleichzeitig die der Blattbasis zunächst liegenden Partien der Wundfläche am stärksten im Vergleiche zu den entfernter liegenden vom Medianus weg gegen die Seite zu gedrängt. Hierdurch erschien die ursprünglich ganz gerade Schnittfläche wie bei den anderen Schnittführungen verheilt, gewöhnlich sichelförmig (konkav) gegen die Seite hin, welche entfernt wurde, gekrümmt (vgl. z. B. Taf. III, Fig. 2 *c*). Ob bei dem Zustandekommen dieser Erscheinung die Änderung der Spannungsverhältnisse im Blattgewebe infolge der Verletzung oder andere Momente eine Rolle spielen, lasse ich dahin gestellt. Niemals trat eine „echte" Regeneration oder Adventivbildung von der Wundfläche aus ein.

1) Daß man an älteren Cotyledonen von *St. Wendlandi* die ganze vorhandene Blattspreite längs der Rippen entfernen kann und ein Nachwachsen der Blätter von der Basis her beobachtet, erwähnt bereits Goebel: Morpholog. u. biologische Bemerkungen. 14. Weitere Studien über Regeneration. Flora Bd. 92, 1903, S. 141.

Aus dem Gesagten ersieht man, daß sich meine Beobachtungen, welche ich an den zur Gruppe der *Rosulati* und *Unifoliati* gehörigen *Streptocarpus*-Arten gemacht habe, vollkommen decken mit denen Pischingers. Hingegen war dessen Angaben zufolge ein Verhalten, wie es der stengelbildende, vielblättrige *Streptocarpus caulescens*, eine zu den phylogenetisch ältesten Formen gehörige Art[1]), aufwies, nicht zu erwarten.

In verschiedener Weise reagierten auf die Verletzung *Monophyllaea* und *Saintpaulia*. Von ersterer ging die eine Hälfte der Versuchspflanzen zugrunde, während bei der anderen das Assimilationsgewebe von der Blattrippe aus der ganzen Länge nach nachwuchs, so daß die ursprüngliche Schnittfläche nicht gesetzmäßig gekrümmt, nach außen gewendet, einen Teil des neuen Blattrandes bildete (Taf. III, Fig. 4 *a*, *b*, *c*). Nach einiger Zeit (11 Wochen nach der Operation) gingen jedoch auch diese Pflänzchen ein. Bei der *Saintpaulia* hingegen war nirgends eine Spur von Nachwachsen der weggeschnittenen Keimblatthälfte zu beobachten. Vielleicht kam dies daher, weil die Cotyledonen zur Zeit der Amputation nahezu ihre endgültige Größe erreicht hatten.

Die an *St. caulescens* gemachten Beobachtungen veranlaßten mich, bei dieser Pflanze[2]) sowie bei *Saintpaulia* normale Hochblätter ebenso zu beschneiden, wie ich dies an den Cotyledonen ausgeführt hatte, wobei naturgemäß der Blattstiel geschont wurde. Bei 21 Exemplaren des *St. caulescens* wurde das eine Blatt des zweiten nach den Cotyledonen zur Entwicklung gelangten Blattpaares in angegebener Weise am 26. Mai operiert. Die Blätter waren ca. 3—6 mm, der Blattstiel 1—1,5 mm lang, also bei weitem nicht ausgewachsen. Am 30. Juni konnte man sehen, daß bei 3 Individuen die Wundfläche sich nur in die Länge (bis zu 9 mm ungefähr) gestreckt hatte, ebenso wie bei den 18 anderen Pflänzchen; außerdem hatten sich bei den letzteren die meristematischen Zellen des verletzten Blattgrundes entwickelt, und die Gestalt dieses kam ganz wie im normalen Zustande zum Ausdruck. Manchmal erschien der Rand stark nach abwärts gekrümmt. Das Längsausmaß der Blätter (von der Basis bis zur Spitze gemessen) betrug zu dieser Zeit ca. 15 mm, so daß ungefähr 6—8 mm auf der operierten Seite nachgewachsen waren. Die Gestaltung und Verteilung der Schnitt-

1) Vgl. S. 45 dieser Arbeit.

2) Wegen der Pflanzen, welche zu diesen Versuchen verwendet wurden, vgl. Anm. 1 auf S. 45 dieser Arbeit.

fläche war ganz ähnlich der der ebenso operierten Cotyledonen. Merkwürdiger Weise traten in 3 Fällen junge Adventivbildungen auf der unteren Seite der Mittelrippe auf, wahrscheinlich infolge einer Verletzung dieser, während an normalen Blättern solche niemals zu beobachten waren. Von 12 *Saintpaulia*-Pflänzchen, bei welchen das eine des auf die Cotyledonen folgenden Blattpaares verletzt wurde, zeigte nur die Hälfte der Exemplare die gleiche Erscheinung, jedoch nicht in derselben Deutlichkeit wie *St. caulescens*. Bei den 6 anderen Individuen fand gar kein Nachwachsen vom Blattgrunde her statt. Meiner Überzeugung nach werden auch zu anderen Familien gehörige Pflanzen, deren Blätter ein ausgesprochen basales Wachstum zeigen und verletzt werden, ganz ähnliche Verhältnisse aufweisen.

Wie die Blätter von solchen Gewächsen, welche bei uns alljährlich das Laub abwerfen, gegenüber dem gänzlichen Entfernen der einen Blatthälfte (ohne Verletzung der Mittelrippe und des Blattstiels) reagieren, war von vornherein nicht zu beantworten, und leitete ich deshalb folgenden Vorversuch ein: Es wurden 11 junge, noch nicht ausgewachsene Blätter je einer Seitenachse von drei *Acer platanoides*-Bäumchen in eben erwähnter Weise verletzt. Die Länge und Breite der Blätter (in cm angegeben) ist zur Zeit der Operation (7. IV.) und bei Abschluß des Versuches (26. IV.) aus folgender Tabelle zu ersehen:

Acer platanoides.

7. IV.	Länge der Blätter in cm	3,9	4	6,6	3,7	4,5	8,8	5,5	4,5	1,5	3,2	3,3
	Größte Breite der Blatthälften in cm .	2,8	2,6	4,5	2,1	2,9	4,7	2,8	3,1	0,9	1,8	1,9
26. IV.	Länge der Blätter in cm	6,2	5,5	10,8	6,9	5,9	8,8	6,5	5,9	3,6	4,5	5,4
	Größte Breite der Blatthälften in cm .	4,7	3,9	7	4,4	4,1	5,6	3,4	4,1	2,0	2,8	3,3

Sämtliche Blätter überstanden also eine derartige tief eingreifende Verletzung und zeigten außerdem (mit einer Ausnahme) ein ausgiebiges Längen- und Breitenwachstum; in manchen Fällen wiesen die Schnittflächen auch eine konkave Krümmung auf, wie ich sie für die *Gesneriaceen* beschrieben habe, jedoch war keine durchgreifende Übereinstimmung zu erkennen. Am 5. Juli hafteten die operierten Blätter ebenso fest wie die normalen an den Achsen;

eine Beschleunigung des Laubfalles[1]), eventuell hervorgerufen durch Verletzung der Assimilationsorgane, konnte nicht konstatiert werden. Über die Wachstumsverhältnisse verletzter Blätter gedenke ich noch an anderer Stelle zu berichten.

III. Spaltung des Assimilationsorgans.

Die Mittelrippe des größeren Keimblattes von *St. Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii* wurde von der Blattspitze bis zur Stelle des Übergangs der Blattlamina in das Meso- resp. Hypocotyl möglichst median gespalten, so daß annähernd zwei gleich große Hälften entstanden. Junge Pflänzchen, deren Keimblätter ca. 4—5 mm lang waren und zu derartigen Versuchen in großer Zahl verwendet wurden, vertrugen niemals eine solche schwere Verletzung, sondern gingen stets nach verhältnismäßig kurzer Zeit zugrunde. Später kam ich auf den Gedanken, größer gewordene Assimilationsorgane von *Streptocarpus*, bei welchen das in Einzahl vorhandene Keimblatt durchschnittlich (11 Pflanzen) eine Länge von 12,72 cm erreicht hatte[2]), zu operieren (am 25. November 1905). Nicht zu vermeiden war dabei, daß der Schnitt manchmal auch in das Mesocotyl einige Millimeter (2—4) hinabreichte. Ein scharfer Übergang von der Blattrippe in die Achse ist übrigens niemals zu erkennen.

Bereits nach ungefähr zwei Monaten konnte man bemerken, daß sich die Versuchspflanzen verschieden verhielten. Bei sechs Individuen stellte sich eine ganz normale Verheilung der entzweigeschnittenen Blattrippen mittels eines Wundperiderms ein, und in einigen Fällen waren an den Wundflächen in der Gegend des Mesocotyls junge Adventivbildungen (in Ein- oder Mehrzahl bis zu vier) aufgetreten. Am 16. März hatten an diesen die den großen Cotyledonen entsprechenden Blattflächen eine Länge von ca. 3—4 cm erreicht, während die den kleineren Cotyledonen entsprechenden Blättchen, welche anfänglich den großen Keimblättern gegenüberstehen sollten, auch hier merkwürdigerweise nirgends zur Entwicklung gelangten[3]). Bei fünf anderen Versuchspflanzen hingegen konnte man den Beginn einer „echten" Regeneration (Restitution)

---

1) Vgl. Wiesner, Die biologische Bedeutung des Laubfalles. Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft Bd. 23, 1905, S. 181.

2) Es waren diese wie auch alle übrigen Individuen Sämlinge desselben Frühjahrs.

3) Vgl. Goebel, Flora, Bd. 92, 1903, S. 141.

teils an beiden Spalthälften (Doppelbildungen), teils nur an einer beobachten und zwar nicht längs der ganzen Blattrippe, sondern stets allein am Blattgrunde, dort wo sich das sekundäre Meristem befindet. Die übrigen verletzten Partien des Medianus waren normal verheilt. Das Exemplar, bei welchem der Restitutionsprozeß am 21. Februar am weitesten vorgeschritten war, wurde an diesem Tage in Alkohol konserviert. Die rechte Blatthälfte war 17 cm, die linke 18 cm lang[1]), das Regenerat an der ersteren 1,8 cm lang und 1,9 cm breit (es wurde immer die größte Breite gemessen), das an der letzteren 3 cm lang und 1,4 cm breit. Erwähnt soll noch werden, daß in diesem Falle der Medianus durch den Schnitt an der Oberseite bis zum Übergange in das Mesocotyl verletzt wurde, während auf der Unterseite die letzten der Achse zunächst gelegenen 5 mm der Blattrippe unverletzt blieben. Darauf ist wohl zurückzuführen, daß die Basen der beiden Blatthälften nicht genau gleichen Schritt in ihrer Entwicklung hielten und deshalb der Blattgrund der rechten Hälfte gegenüber der linken um ca. 1 cm nach vorwärts geschoben erschien (Taf. III, Fig. 5).

Ich will hier nicht den Verlauf des Wachstums bei den einzelnen Regeneraten besprechen, sondern nur die Dimensionen dieser bei Abbruch der Versuchsreihe am 17. Mai tabellarisch mitteilen.

Versuchs-pflanze	Länge der Blatthälften[2])	Regenerat rechts		Regenerat links	
		Länge	größte Breite	Länge	größte Breite
I	27	4	3,4	2,3	1,0
II	30	5,3	2,5	4	1,3
III	15	nicht meßbar (die Regeneration beginnt erst)		6	3
IV[3])	21	7	3,7	7,0	3,8

Zu erwähnen ist noch, daß der Kontur der restituierten Blatthälften an manchen Stellen oft unregelmäßige Auszackungen, vornehmlich an den äußersten gegen die Blattspitzen zugewendeten Partien infolge des Erlöschens der Wachstumsfähigkeit der verletzten Zellen aufwies, und die Regenerate in jenen Fällen, in welchen

1) Von der Achse gegen die Blattspitze zu betrachtet. Die Blattspitzen waren hier, wie auch bei den übrigen Pflanzen abgestorben.

2) Sämtliche Ausmaße sind in cm angegeben.

3) Vgl. Taf. III, Fig. 6. Das Mesocotyl erschien am Ende des Versuches infolge nachträglichen Wachstums ungefähr 1 cm tief gespalten. Die Blattrippen waren dort, wo sich die Regenerate gebildet hatten, ganz normal gestaltet.

beiderseits eine Restitution sich eingestellt hatte (also Doppelbildungen zustande gekommen waren), nicht die normale, fixe Lichtlage annahmen, sondern sich in einer zum Horizont normalen Ebene ziemlich parallel zueinander entwickelt hatten. Wahrscheinlich ist diese Stellung auf den zu einer natürlichen Ausbildung mangelnden Raum zurückzuführen. Ob diese Vermutung Anspruch auf Richtigkeit machen kann, versuchte ich dadurch zu entscheiden, daß ich bei einigen (vier) Pflanzen den Medianus wie früher spaltete und die eine Blatthälfte sodann ganz abtrennte. In all diesen Fällen fand ein Ersatz der weggeschnittenen Blatthälfte statt und stellte sich das Assimilationsgewebe wie gewöhnlich dem Lichte gegenüber ein.

Auch an älteren *Monophyllaea*-Pflanzen vermochte ich ganz ähnliche Erscheinungen zu beobachten wie bei *St. Wendlandi.* Bei einem Exemplare (Taf. III, Fig. 7 *a*, *b*), dessen größerer Cotyledo ca. 4 cm lang war, wurde der Medianus wie auch das Hypocotyl am 20. Januar möglichst median gespalten und zwar letzteres selbst ca. 3 mm tief. Nach ungefähr sieben Wochen konnte man an der Basis einer jeden Blatthälfte je ein 1 cm langes Stück Blattgewebe symmetrisch gegeneinander gelagert bemerken, welches allmählich gegen die Blattspitze zu schmäler wurde. Das Regenerat der rechten Seite war ca. 0,3, das der linken 0,4 cm breit. Der äußere Kontur zeigte auch hier verschiedentliche Krümmungen und Ausbuchtungen. Die beiden Blatthälften waren stark sichelförmig gegeneinander gebogen, ebenso wie dies bei den gespaltenen *Streptocarpus*-Pflanzen zu beobachten war. Ein zweiter ca. 9 cm langer Cotyledo (Taf. III, Fig. 8 *a*, *b*) wurde auch in der Mitte entzweigeschnitten und zwar bis ungefähr 1 cm oberhalb des Überganges von der Lamina ins Hypocotyl. Auf der linken Seite fand ein Ersatz der verloren gegangenen Spreite, vom Spalte ausgehend, in einer Länge und Breite von 1 cm statt, während auf der rechten Blatthälfte vom Rande her eine Rißbildung auftrat, welche sich bis zur Mittelrippe erstreckte und den Restitutionsvorgang beeinträchtigte. Bei einem dritten Exemplare (Taf. III, Fig. 9) wurde die Mittelrippe und das Hypocotyl ca. 4 mm gespalten. Der rechte Ast streckte sich nahezu gar nicht und produzierte allein drei Adventivbildungen, während der linke eine Länge von ungefähr 2,2 cm erreichte. An der Basis des Medianus des letzteren wurde die Lamina teilweise restituiert (in der Figur durch ein × bezeichnet). Da das Blatt von der Spitze her abstarb, mußte der Versuch vorzeitig abgebrochen werden.

Wie man sieht, ist auch die *Monophyllaea* bis zu einem gewissen Grade befähigt, den Verlust eines Teiles des Assimilationsgewebes durch einen „echten“ Regenerationsprozeß zu decken, obwohl dieser lange nicht mit derselben Regelmäßigkeit auftritt wie bei *Streptocarpus Wendlandi*. Vielleicht kommt dies auch daher, weil die Blätter infolge ihrer größeren Biegsamkeit bei letzterer Pflanze bedeutend leichter gleichmäßig zu operieren sind als bei ersterer.

IV. Über die Reproduktionsfähigkeit der Blätter von *Monophyllaea Horsfieldii* R. Br.

Anschließend an meine Beobachtungen über das Auftreten von Adventivbildungen an dem Hypocotyl von *Monophyllaea*[1]) stellte ich mir die Aufgabe, nachzusehen, inwieweit die verschiedenen Teile der Pflanze befähigt sind, adventive Bildungen zu produzieren.

Stücke des Hypocotyls mit und ohne Lamina sowie Teile der Blattflächen, an welchen die Mittelrippe stehen gelassen wurde, bewurzeln sich ebenso leicht wie die Mittelrippe allein und von dieser gänzlich befreite Partien des Assimilationsorganes[2]). Daß an letzteren sogar ganze Pflanzen wie auch Infloreszenzen adventiv auftreten können, geht aus folgenden Aufzeichnungen hervor: Es wurden Teile der Blattfläche von Individuen, bei welchen eine Infloreszenz bereits entwickelt war, am 13. November in einem Vermehrungskasten eines Warmhauses derart in Sand gesteckt, daß die Wundflächen gänzlich von letzterem bedeckt erschienen. Am 3. Januar erwiesen sich sämtliche Blatteile bewurzelt, jedoch nicht gleichmäßig längs der Schnittfläche, sondern insbesonders dort, wo die Seitennerven verwundet worden waren. Ebendaselbst machten sich bedeutende Kalluswucherungen bemerkbar. Die Blattstecklinge wurden sodann in mit Erde beschickte Töpfe eingesetzt. Noch im Laufe desselben Monats konnte man das Hervortreten von Adventivbildungen, welche die Gestalt der ganzen Pflanze nachahmten (das dem kleinen Cotyledo entsprechende Blättchen wurde auch hier nicht gebildet[3])), mit jungen Infloreszenzanlagen sowie von jugend-

1) Vgl. Figdor, Fußnote auf S. 42 dieser Arbeit.

2) Wenn die Hypocotyle sonst normaler Pflanzen etioliert waren, schnitt ich in Ermangelung anderer Exemplare die Lamina mit einem ca. 15 cm langen Stück des Hypocotyls ab und kultivierte dieselbe bei guter Beleuchtung als Steckling zur normalen Pflanze heran.

3) Vgl. Figdor, Über Regeneration bei *Monophyllaea*. Österr. bot. Zeitschrift 1903, S. 392.

lichen Blütenständen allein (1 Exemplar) aus dem Erdboden bemerken. An manchen Exemplaren traten beide Arten von Neubildungen, welche stets aus dem Kallus entsprangen, nebeneinander auf (vgl. Taf. III, Fig. 10).

Aller Wahrscheinlichkeit liegt hier ein weiteres Beispiel für jene bisher nicht oft beobachtete Erscheinung vor, daß Blattstecklinge, von blühreifen Individuen angefertigt, früher Infloreszenzen bilden als solche, welche von noch nicht ausgereiften Blättern gemacht werden[1]).

Zusammenfassung.

Die wesentlichsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung sind folgende:

1. Werden verschieden gestaltete, an der Blattspitze gelegene Partien der eigentlichen Spreite des größeren Keimblattes von *Streptocarpus caulescens*, *St. Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii* abgetragen, so findet im Einklange mit den Ergebnissen Pischingers kein Ersatz der verloren gegangenen Teile von der Wundfläche aus statt.

2. Ebensowenig stellt sich bei den früher erwähnten *Streptocarpus*-Arten, ferners bei *Streptocarpus Rexii*, *St. achimeniflorus* und *Saintpaulia ionantha* eine Restitution an der Schnittwunde ein, wenn die eine Längshälfte des Assimilationsorgans (des primären Keimblattes nebst dem sekundären Zuwachs) ohne Verletzung des Medianus entfernt wird. Das an der Basis der amputierten Blatthälfte stehen gebliebene meristematische Gewebe entwickelt sich nahezu ebenso wie das an der normalen Seite (*Saintpaulia* ausgenommen). Dadurch wird die Wundfläche stets nach vorne geschoben. Besonders auffällig erscheint dieses Verhalten der Keimsowie Hochblätter des stengelbildenden, vielblättrigen *Streptocarpus caulescens*, welcher zu den phylogenetisch ältesten *Streptocarpus*-Arten zu zählen ist. Bei *Monophyllaea* hingegen wächst das Assimilationsgewebe längs der ganzen Schnittwunde nach, jedoch kommt es auch hier nicht zur vollkommenen Wiederherstellung der ursprünglichen Blattgestalt.

3. Zerlegt man den Assimilationsapparat von *St. Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii* derart, daß der Medianus in

1) Vgl. Klebs, Über Variationen der Blüten. Jahrbücher f. wiss. Botanik Bd. 42, 1905, S. 265.

zwei annähernd gleich große Hälften gespalten erscheint, so ergänzt sich entweder eine jede der beiden Spalthälften oder auch nur eine, jedoch nicht längs der ganzen Wunde, sondern nur dort, wo sich meristematisches Gewebe vorfindet (das ist am Blattgrunde), zu einem normalen Assimilationsorgan. Der übrige Teil der Blattrippe verheilt normal. In ersterem Falle entstehen typische Doppelbildungen. Hierdurch ist der Nachweis erbracht, daß auch die Blätter höherer, phanerogamer Pflanzen einer „echten" Regeneration, Restitution, fähig sind.

Wien, Biologische Versuchsanstalt, Juli 1906.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. *Streptocarpus Wendlandi.* Keimpflanze (1/1). Schnittführung wie bei Textfig. *c*. Die Blattspitzen greifen zangenförmig übereinander. Versuchsdauer 13. 5. bis 1. 7.

Fig. 2 *a—h*. *Streptocarpus caulescens.* Teile der Achse mit dem großen und kleinen Cotyledo ($1^{1}/_{2}$/1). Die linke Hälfte des größeren Cotyledo (von der Achse gegen die Spitze zu betrachtet) wurde abgetragen. Versuchsdauer 19. 5. bis 22. 10.

Fig. 3. *Streptocarpus Wendlandi.* Keimpflanze (1/1). Schnittführung wie bei Fig. 2. Versuchsdauer 13. 5. bis 1. 7.

Fig. 4 *a*, *b*, *c*. Keimblätter von *Monophyllaea Horsfieldii* (von oben gesehen, 1/1). Schnittführung wie bei Fig. 2. Die kleinen Keimblätter wurden größer als unter normalen Verhältnissen.

Fig. 5. *Streptocarpus Wendlandi.* Doppelbildung (1/1). Versuchsdauer 25. 11. bis 21. 2.

Fig. 6. *Streptocarpus Wendlandi.* Doppelbildung (annähernd nat. Größe, nach einer Photographie des Herrn Černý).

Fig. 7 *a*, *b*. *Monophyllaea Horsfieldi.* Doppelbildung (1/1), *a* von oben, *b* von unten gesehen.

Fig. 8 *a*, *b*. *Monophyllaea Horsfieldii.* Doppelbildung (1/1), *a* von rechts, *b* von links gesehen.

Fig. 9. *Monophyllaea Horsfieldii.* Beginn einer Restitution an der linken Blatthälfte (durch ein × bezeichnet, 1/1).

Fig. 10. *Monophyllaea Horsfieldii.* Adventivbildungen (1/1) an einem vom Medianus befreiten Blatteile.

Die Figuren der Tafel III sind mit Ausnahme der Fig. 6 von Herrn J. Fleischmann nach der Natur gezeichnet worden.

Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Aussenbedingungen.

Von

H. Bach.

Mit 1 Figur und 4 Kurven im Text.

Einleitung.

Die Entwicklung, welche die Lehre von den geotropischen Reizvorgängen in neuester Zeit genommen hat, machte eine eingehende Untersuchung der Abhängigkeit der geotropischen Prozesse von den äußeren Faktoren zum dringenden Bedürfnis. Deshalb stellte ich mir in meiner Arbeit die Aufgabe, wenigstens einen Teil dieses Problems, nämlich die Abhängigkeit der Präsentations- und Reaktionszeit parallelotroper Organe von einigen äußeren Faktoren, zu lösen, da durch die bisherigen Untersuchungen auf diesem Gebiete durchaus keine genügenden, oder wie meine Arbeit zeigt, nur unzureichende Grundlagen gelegt waren.

Eine gleichzeitige Prüfung der Relaxationszeit (Fitting) habe ich nicht unternommen, da ihre Prüfung bei verschiedenen der angewandten Faktoren sehr große, wenn nicht unüberwindliche Schwierigkeiten bereitet. Zudem erhält man erst durch eine vorhergehende Prüfung der Präsentations- und Reaktionszeit bei verschiedenen Faktoren mannigfache Aufklärung über die Richtung und Art, in der die nachherige Untersuchung über die Relaxationszeit anzustellen wäre.

Aus der großen Zahl der die Präsentations- und Reaktionszeit beeinflussenden Außenbedingungen wählte ich für meine Versuche diejenigen aus, deren Untersuchung für die Beurteilung des geotropischen Reizvorgangs von besonderer Wichtigkeit schien.

In allen meinen Untersuchungen legte ich großen Wert darauf, sie auf eine möglichst umfangreiche Zahl von Versuchen aus-

zudehnen; denn nur durch diese statistische Methode können, wie die Erfahrung lehrt, die sehr störenden, nicht ausschaltbaren individuellen Verschiedenheiten der einzelnen Versuchspflanzen derselben Art ausgeglichen werden.

Ein zweiter Grund, weshalb ich so viele Versuche anstellte, war der, daß in meinen Versuchen die Temperatur fast nie vollständig konstant war, vielmehr immer um einige Grade schwankte. Die zur Ausgleichung der hierdurch bedingten Verschiedenheiten (vgl. Kapitel II) nötigen Versuche fallen weg, wenn dem Experimentator ein Raum mit konstanten Temperaturen zu Gebote steht. Wie unentbehrlich ein derartiger Versuchsraum zur Aufhellung der Gesetzmäßigkeiten des geotropischen Reizvorgangs ist, davon konnte ich mich, wie aus meiner Arbeit hervorgehen wird, genugsam überzeugen, im Gegensatz zu den Auffassungen, zu denen hauptsächlich die Arbeiten Czapeks (vgl. Kapitel II) Anlaß geben konnten.

Aber es wäre verfehlt, zu glauben, daß nur für die eigentlichen Versuche ein solcher Raum mit konstanter Temperatur nötig sei, vielmehr zeigte sich im Lauf meiner Arbeit immer deutlicher, daß konstante Temperatur auch schon für die Erziehung des Versuchsmaterials von großem Wert, wenn nicht absolut notwendig ist. Denn nicht selten machte ich die Beobachtung, daß bei kühlem Wetter aufgewachsene Pflanzen, trotz derselben Temperatur während der Versuche, weniger gut reagierten als andere bei wärmerem Wetter erwachsene, ein Resultat, das in den am Schluß des II. Kapitels angeführten Versuchen seine Erklärung findet.

Hier mag auch gleich eine Bemerkung darüber Platz finden, daß im folgenden in den verschiedenen Kapiteln für die gleiche Pflanze *(Vicia Faba)* vielfach verschieden große Reaktionszeiten angegeben werden. Soweit diese Verschiedenheiten nicht in der Temperatur während der Versuche selbst ihre Erklärung finden, mögen sie auch auf derartigen Temperaturunterschieden während der Kultur oder noch anderen, bisher nicht kontrollierbaren äußeren Faktoren beruhen, so vielleicht auf der Verschiedenheit der Jahreszeit, in der die Samen zur Keimung gebracht wurden, da damit erfahrungsgemäß die verschiedene Keimkraft des Samens und in Abhängigkeit davon wohl auch Eigenschaften des Keimlings zusammenhängen.

Für die aus den Versuchen gezogenen Schlüsse sind aber alle diese Faktoren ohne Bedeutung, da in jeder einzelnen Versuchsreihe

immer nur unter denselben Bedingungen erwachsene Pflanzen zur Verwendung kamen.

Um die Feststellung möglichst exakter Zahlen und Gesetzmäßigkeiten zu gewährleisten, genügt es übrigens nicht, einfach mit einer gegebenen Versuchspflanze eine große Zahl Versuche anzustellen; es kommt vielmehr auch noch viel darauf an, mit allen Eigentümlichkeiten der betreffenden Pflanze bezüglich ihrer Kultivierung und ihrer Art, zu reagieren, vertraut zu sein. Darin liegt der Grund, daß ich mich in meinen Versuchen auf ganz wenige verschiedene oder nur eine Art von Versuchspflanzen, nämlich die für geotropische Versuche aller Art besonders günstigen Keimsprosse von *Vicia Faba*, beschränkt habe, ein Vorgehen, das ja auf der anderen Seite eine gewisse Einseitigkeit meiner Resultate zur Folge hat. Dabei glaube ich allerdings kaum, daß bei Ausdehnung der Versuche auf eine ganze Reihe anderer Pflanzen noch prinzipiell verschiedene, neue Resultate zutage gekommen wären.

Ob auch die Reinheit der Luft im Versuchsraum einen merklichen Einfluß auf die Reizvorgänge hat, darüber kann ich noch nichts Sicheres angeben. Im allgemeinen wird jedenfalls in einem ordentlich gelüfteten Versuchsraum dieser Faktor wenig in Betracht kommen. Doch ist mir zumal in einem Fall, in dem das Zimmer den ganzen Morgen über mit Gasflammen geheizt worden war, eine merkwürdige Verminderung des geotropischen Reaktionsvermögens aufgefallen, eine Erscheinung, die vielleicht auf eine Schädigung der Versuchspflanzen durch die Verbrennungsprodukte des Gases zurückzuführen ist (vgl. Richter 1906). Spezielle Versuche über die Einwirkung schlechter Luft auf Pflanzen habe ich begonnen, doch sind sie noch nicht zu Ende geführt.

Kapitel I. Präsentationszeit verschiedener Pflanzenspezies bei 20—30° in optimaler Reizlage.

Die erste Reihe meiner Versuche galt der Ermittlung der Präsentationszeit verschiedener Pflanzenspezies, da sichere Werte in dieser Richtung die Grundlage aller weiteren Feststellungen bilden müssen, und in der Literatur nur wenige einwandfreie Zahlenwerte zu finden sind. Und zwar mußte es darauf ankommen, die Zeit zu bestimmen, bei der die allerersten Spuren einer Krümmung als Nachwirkung mit bloßem Auge zu beobachten sind.

A. Literatur.

Die hauptsächlichsten Angaben über Präsentationszeiten finden sich bei Czapek, Haberlandt und Fitting. Nach Czapek (1898, S. 184 u. 185) beträgt die Präsentationszeit für:

Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, Keimscheiden von *Phalaris canariensis*, *Avena sativa*, Hypokotyle von *Beta vulgaris* und *Sinapis alba* 15 Min.; Keimwurzeln von *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Zea Mays*, *Cucurbita Pepo*, Hypokotyle von *Helianthus annuus* 20 Min.; Keimwurzeln von *Vicia Faba* (großsamig), 1. epikotyles Stengelglied von *Phaseolus* 50 Min.

Haberlandts (1903, S. 488, 489 u. 493) auf abgeschnittene Infloresccenzachsen und Blütenstiele sich beziehende Angaben sind folgende:

Infl.-Achsen von *Capsella*, *Rumex acetosa*, Blütenstiele von *Ranunculus acer* 25 Min.; *Taraxacum off.* Blütenstiele, *Tradescantia* mittlerer Knoten eines Sprosses 30 Min.; *Plantago lanceolata* Blütenschäfte 15 Min.

Dagegen finden sich bei Fitting (1905, S. 362 u. 363) Angaben über sehr viel kleinere Präsentationszeiten:

Epikotyle von *Vicia Faba* und *Phaseolus* 6—7 Min.; Hypokotyle von *Helianthus annuus* 5—6 Min.; *Sinapis arvensis*, *Sinapis alba*, *Lens* 20—25 Min.

B. Methodisches.

Für die in Töpfen gezogenen Versuchspflanzen wurden die Samen immer 24 Stunden lang in Wasser eingeweicht und dann in Töpfe mit guter Gartenerde und zwar alle parallel zueinander eingesetzt. Sobald die Keimlinge den Boden durchbrochen hatten, wurden sie zwecks Ausschließung phototropischer Krümmungen auf den Teller eines am Fenster stehenden Klinostaten gestellt und dort so lange rotiert, bis sie eine für die Versuche passende Länge erreicht hatten.

In meinen späteren Versuchen wurden die Versuchspflanzen nach dem Durchbrechen der Erde vielfach zunächst noch einige Zeit hinter Zylindern aus weißem Filtrierpapier gezogen, wodurch ebenfalls phototropische Krümmungen so ziemlich ausgeschlossen werden. Auch die so behandelten Keimlinge kamen aber, ehe sie zu den Versuchen benützt wurden, fast immer noch längere Zeit auf den Klinostaten.

Die Graskeimlinge von *Panicum* und *Setaria* ließ ich im Dunkeln keimen, teils ihrer großen Lichtempfindlichkeit wegen, teils weil die Koleoptilen auch nur im Dunkeln die zu den Versuchen nötige Länge erreichen.

Die Samen dieser beiden Arten wurden in zylindrische Töpfe gesät, und die Töpfe sofort nach der Aussaat mit Zylindern aus schwarzen Papier überdeckt und dann in den Dunkelkasten gestellt. Hatten die Koleoptilen die nötige Länge erreicht, so wurden die Töpfe mitsamt den darüber gestülpten Papierhülsen im Dunkeln zu den Versuchen benützt.

Die große Lichtempfindlichkeit dieser Objekte war auch der Grund dafür, daß hier beim Kontrollieren des Verlaufs der Krümmung die Zahl der gekrümmten Keimlinge nicht genau festgestellt, da dies eine zu lange Belichtung bedingt hätte, sondern immer nur im großen ganzen abgeschätzt wurde.

Was die Zubereitung der Wurzeln und der abgeschnittenen Sprosse zu den Versuchen anbetrifft, so sind darüber die Angaben in Kapitel II und VI zu vergleichen.

Zur Versuchsanstellung wurden die Pflanzen teils im Kulturzimmer selbst benützt, teils kamen sie vom Klinostaten ins Dunkelzimmer, in dem gegenüber dem Kulturzimmer meist ziemlich höhere Temperaturen herrschten. Hier wurden die Töpfe an die horizontale Achse des Klinostaten gesetzt, zentriert (das Herausfallen der Erde und der Versuchspflanzen aus den Töpfen war durch einen aufgegossenen Gipsring verhindert) und die Pflanzen die gewünschte Zeit hindurch in horizontaler Lage exponiert.

Dabei lagen die Pflanzen immer so, daß ihre Hauptnutationsebene, sofern eine solche sich ermitteln ließ, senkrecht zur Angriffsrichtung der Schwerkraft stand.

Waren zu Beginn des Versuchs an der einen oder andern Versuchspflanze schon schwache Krümmungen zu bemerken, so wurden die betreffenden Pflanzen bei der Induktion nach rechts oder links so horizontal gelegt, daß die Konkavität der Krümmung gegen den Sinn einer späteren infolge der geotropischen Induktion etwa auftretenden Krümmung gerichtet war. So konnten im Lauf der Drehung am Klinostaten sich zeigende Krümmungen sicher auf Rechnung der vorausgegangenen Induktion geschrieben werden.

Nach Ablauf der gewünschten Induktionszeit wurde mit der kontinuierlichen Drehung begonnen. Der Eintritt der Nachkrümmung wurde in der kritischen Zeit, d. h. innerhalb der Zeit,

in der frühestens oder spätestens eine solche zu erwarten war, in verschieden großen Zwischenräumen (meist von 10—20 Min., zum Teil auch von 5 Min.) kontrolliert. In meinen ersten Versuchen wurde meist erst nach einer Zeit nachgesehen, nach der sicher eine Krümmung erwartet werden durfte. Abgebrochen wurde der Versuch, nachdem entweder alle Versuchspflanzen sich gekrümmt hatten, oder nachdem die Zeit, innerhalb welcher man überhaupt eine Krümmung erwarten konnte, überschritten war.

Wie schon oben erwähnt, war die Temperatur des Dunkelzimmers meist ziemlich höher, als die Zimmertemperatur, in der sich die Versuchspflanzen vor den Versuchen befunden hatten, sie schwankte nämlich zwischen 20 bis wenige Grade über 30°. Ich gab mir auch keine Mühe, die Temperatur im Dunkelzimmer auf Zimmertemperatur oder einer anderen höheren Temperatur konstant zu halten, da ja nach den Angaben Czapeks (1898, S. 197) die Präsentationszeit abgesehen von den extrem niedrigen Temperaturen in hohem Grade von der Temperatur unabhängig ist.

Später erst erkannte ich, daß diese Angaben unrichtig oder doch wenigstens nicht allgemein gültig sind; so finden sich in dieser Arbeit, Kapitel II, Angaben über die Abhängigkeit der Präsentations- und Reaktionszeit von der Temperatur, aus denen man sieht, wie sehr die Länge dieser beiden Zeiten sich mit der Temperatur tatsächlich ändert.

Aus diesem Grunde sind die im folgenden aufgeführten Werte nur als Mittelwerte der Präsentationszeit der betreffenden Pflanzen zwischen 20—30° zu betrachten. Doch genügt das auch vollkommen, da dieses Kapitel nur einen allgemeinen Überblick geben soll, innerhalb welcher Grenzen etwa die Präsentationszeit bei verschiedenen Pflanzen sich bewegt.

Ich ermittelte die Präsentationszeit, ausgehend von Induktionszeiten, die sicher höher als die Präsentationszeit waren, und bei denen sich alle oder fast alle Versuchspflanzen krümmten, durch Einengung, bis ich diejenige Zeit gefunden hatte, die noch genügte, um bei mehr als der Hälfte der Versuchspflanzen eine mit bloßem Auge eben noch wahrnehmbare Nachkrümmung am Klinostaten hervorzurufen. Diese Zeit nahm ich als Präsentationszeit an. Meist wurden auch noch Versuche mit Expositionen unter Präsentationszeitdauer angestellt; sie finden sich ebenfalls in den folgenden Tabellen verzeichnet, in denen immer alle bei einer bestimmten Induktionszeit ausgeführten Versuche zusammen angegeben sind.

Wollte man ganz exakte Versuchstabellen herstellen, so müßte natürlich bei jeder Induktionszeit die gleiche Zahl von Versuchspflanzen geprüft werden, da nur in diesem Fall die bei den verschiedenen Induktionszeiten auftretenden Verhältnisse zwischen gekrümmten und nicht gekrümmten Pflanzen mit vollem Recht miteinander verglichen werden könnten. Doch konnte ich mir diese Mühe, die noch eine Menge weiterer Versuche verlangt hätte, ersparen, da es mir, wie schon gesagt, nur um eine annähernde Bestimmung der Präsentationszeit zu tun war.

Die Fehlergrenze der beobachteten Präsentationszeiten kann nicht allgemein angegeben werden, sie ist je nach der größeren oder kleineren geotropischen Empfindlichkeit der Versuchspflanzen kleiner oder größer.

C. Versuchsresultate.

a) Versuche mit in Töpfen gezogenen Versuchspflanzen.

Tabelle 1. *Helianthus annuus*, Hypokotyle.

Dauer der Induktionszeit	10	8	7	6	5	4	3 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . . .	3	5	5	37	38	40	11
Zahl der gekrümmten Pflanzen . .	3	5	5	19	31	30	8

Präsentationszeit also unter 3 Min.

Was die Ursache davon ist, daß bei 6 Min. die Zahl der gekrümmten Pflanzen der der ungekrümmten gegenüber so klein ist, kann ich nicht angeben, doch wird dieses Verhältnis ja durch das der beiden folgenden Induktionszeiten in vollauf genügendem Maße verbessert.

Tabelle 2. *Phaseolus multiflorus*, Epikotyle.

Dauer der Induktionszeit	17	7	6	5	4	3 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	10	21	8	9	15	4
Zahl der gekrümmten Pflanzen	10	16	7	8	13	2

Präsentationszeit 3—4 Min.

Tabelle 3. *Vicia Faba equina*, Epikotyle.

Dauer der Induktionszeit	7	6	5	4 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	3	102	66	8
Zahl der gekrümmten Pflanzen	3	72	36	2

Präsentationszeit 5 Min.

Anm. In späteren Kapiteln findet sich als Präsentationszeit für *Vicia Faba* ein höherer Wert, nämlich 7—8 Min. Der hier angegebene geringere Wert von 5 Min. hängt wohl damit zusammen, daß die Temperatur des Dunkelzimmers meist ziemlich höher war, als Zimmertemperatur (vgl. das Kapitel über den Einfluß der Temperatur).

Tabelle 4. *Cucurbita Pepo*, Hypokotyle.

Dauer der Induktionszeit	20	15	10	9	7—8,	6 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . . .	3	6	13	5	60	37
Zahl der gekrümmten Pflanzen . .	3	6	11	3	32	19

Präsentationszeit 6 Min.

Tabelle 5. *Tropaeolum*, Epikotyle.

Dauer der Induktionszeit	10	8—9	7 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	104	75	29
Zahl der gekrümmten Pflanzen . . .	52	42	9

Präsentationszeit 8—9 Min.

Tabelle 6. *Panicum sanguinale*, Koleoptilen.

Dauer der Induktionszeit . .	20	15	10 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen .	über 40	ca. 55	ca. 30.
Zahl der gekrümmten Pflanzen	die Mehrzahl	die Mehrzahl	die Mehrz. sehr schwach.

Präsentationszeit ca. 10 Min.

Tabelle 7. *Setaria alopecuroides*, Koleoptilen.

Dauer der Induktionszeit . . .	20	15	12	10	9 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . .	20—30	ca. 25	25	11	25—30
Zahl der gekrümmten Pflanzen . .	so ziemlich alle			0,	einige.

Präsentationszeit ca. 12 Min.

Tabelle 8. *Lupinus albus*, Hypokotyle.

Dauer der Induktionszeit	30	25	20	18	15 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	13	16	66	32	103
Zahl der gekrümmten Pflanzen	12	10	32	15	38

Präsentationszeit 20—25 Min.

b) Versuche mit Keimwurzeln.

Tabelle 9. *Vicia Faba* (kleinsamige Varietät), Keimwurzeln.

Dauer der Induktionszeit	10	7	6	5 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	7	17	75	45.
Zahl der gekrümmten Pflanzen	6	15	40	20.

Präsentationszeit 6 Min.

Tabelle 10. *Phaseolus multiflorus*, Keimwurzeln.

Dauer der Induktionszeit	8	7 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	79	45
Zahl der gekrümmten Pflanzen	57	22

Präsentationszeit 7—8 Min.

Zu bemerken ist hierbei noch, daß die Versuche mit den Wurzeln in beiden Fällen im Kulturzimmer selbst angestellt wurden; die Temperatur zeigte daher vor und bei den Versuchen keine so großen Differenzen, wie in den meisten früher angeführten Versuchen.

Vergleichen wir die von mir gefundenen Präsentationszeiten mit den Angaben von Czapek und Fitting über die gleichen Pflanzen *(Helianthus annuus, Phaseolus multiflorus, Vicia Faba)*, so stellt sich heraus, daß meine Angaben sich nahe mit denen Fittings berühren, ja noch etwas kleinere Werte aufweisen, was wohl mit den ziemlich höheren Temperaturen des Dunkelzimmers in meinen Versuchen, vielleicht auch mit den Kulturbedingungen oder anderen äußeren Faktoren zusammenhängen mag. Die von Czapek angegebenen Präsentationszeiten sind also tatsächlich viel zu hoch. In seiner neuesten Arbeit gibt Czapek (1906, S. 165) dies auch zu und glaubt den Grund dafür in dem Lichtmangel und der „von schädlichen Stoffen leider allzusehr erfüllten Luft" seines Arbeitszimmers sehen zu dürfen.

c) Versuche mit abgeschnittenen Sprossen.

Auch in den Versuchen mit abgeschnittenen Sprossen fand ich ziemlich kürzere Präsentationszeiten, als Haberlandt angibt. Auch hier waren, wie bei den Versuchen mit Wurzeln, die großen Temperaturunterschiede vor und bei den Versuchen vermieden, da alle diese Versuche in den Monaten Mai, Juni und Juli angestellt wurden, in denen das gegen Nordost gelegene Dunkelzimmer nicht geheizt zu werden brauchte.

Tabelle 11. *Capsella*, Blütensprosse mit nur wenigen oder noch gar keinen Früchtchen.

Dauer der Induktionszeit	20	15	5	4	3	2	$1\frac{1}{2}$ Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . . .	12	10	46	6	28	30	5
Zahl der gekrümmten Pflanzen . .	12	10	36	4	22	21	2

Präsentationszeit unter 2 Min.

Alle übrigen geprüften Infloreszenzachsen zeigen eine Präsentationszeit von etwa 3 Min.

Tabelle 12. *Sisymbrium officinale*, Blütensprosse.

Dauer der Induktionszeit	7	6	5	4	3 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . . .	10	8	42	33	10
Zahl der gekrümmten Pflanzen . .	8	5	31	25	6

Präsentationszeit ca. 3 Min.

Tabelle 13. *Plantago lanceolata*, Blütensprosse.

Dauer der Induktionszeit	4	3 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . . .	28	37
Zahl der gekrümmten Pflanzen . .	17	27

Präsentationszeit ca. 3 Min.

Tabelle 14. *Plantago media*, Blütensprosse.

Dauer der Induktionszeit	7,	6,	5,	4,	3 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . .	17,	10,	34,	21,	5.
Zahl der gekrümmten Pflanzen . .	15,	8,	31,	17,	3.

Präsentationszeit ca. 3 Min.

Anhang. Abhängigkeit der Präsentations- und Reaktionszeit von der Länge der Versuchspflanzen.

Im Anschluß an dieses Kapitel sei noch eine kleine Reihe von Versuchen mit Keimpflanzen von *Vicia Faba* erwähnt, die den Zweck hatte, die Abhängigkeit der Präsentations- und Reaktionszeit von der verschiedenen Länge der Versuchspflanzen zu prüfen.

Es sei aber zum voraus bemerkt, daß diese Versuche nur orientierenden Wert haben, da zu abschließenden Resultaten eine weit größere Menge von Versuchen nötig wäre.

Die zu den Versuchen benützten Pflanzen von *Vicia Faba* wurden aus den Töpfen herausgenommen, unter dem Samen die Wurzel abgeschnitten und die Wunde mit feuchter Watte umhüllt, eine Versuchsanordnung, die S. 68 näher besprochen ist.

Es wurden 3 Versuchsreihen mit Keimlingen von

1. 2,3 bis 5 cm,
2. 4,5 bis 8,3 cm,
3. 5,8 bis 10,3 cm Länge angestellt.

Die Resultate dieser Versuche sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Tabelle 15. *Vicia Faba*, Keimsprosse. Temp. 19—21°.

Länge der Versuchspflanzen cm	Induktionszeit Min.	Zahl der geprüften Pflanzen	Zahl der gekrümmten Pflanzen	Präsentationszeit Min.	Mittelwerte der Reaktionszeiten Min.
2,3—5	12	19	7	ca. 10—12	117,8
	10	62	29		
	8	48	19		
4,5—8,3	8	15	13	unter 6	83,9
	7	46	34		
	6	32	19		
5,8—10,3	6	20	14	ca. 5	94
	5	32	19		
	4	20	5		

Aus dieser Tabelle kann man schließen, daß sehr kurze Keimlinge gegenüber solchen von mittlerer und bedeutender Länge eine starke Verlängerung der Präsentations- und Reaktionszeit aufweisen (vgl. die ähnlichen Angaben Fittings, 1905, S. 365). Dagegen scheint der Unterschied zwischen mittleren und langen Keimlingen ziemlich unbedeutend zu sein.

Zur genauen Feststellung dieser Unterschiede wäre aber, wie gesagt, eine viel größere Zahl von Versuchen nötig, die ich aber nicht angestellt habe, da bei meinen in den späteren Kapiteln zu beschreibenden Versuchen meist Keimlinge von mittlerer Länge benützt wurden, die genauere Feststellung der durch die verschiedene Länge der Versuchspflanzen hervorgerufenen Unterschiede für mich daher weiter nicht in Betracht kam.

Kapitel II. Abhängigkeit der Präsentations- und Reaktionszeit von der Temperatur.

A. Literatur.

Bei meinen Versuchen über die Länge der Präsentationszeit wurde in den ersten Versuchsreihen kein besonderer Wert darauf gelegt, immer eine konstante Temperatur zu erhalten. Ich tat dies in der Annahme der Richtigkeit, resp. Allgemeingültigkeit der Angaben Czapeks (1898, S. 195 ff.).

Seine Resultate bei Keimwurzeln von *Lupinus albus* — vollkommen gleich verhalten sich übrigens nach seinen Angaben, wenigstens was die Präsentationszeit anbetrifft, Keimwurzeln von *Zea Mays* und das Hypokotyl von *Helianthus annus* — lassen sich in folgende Tabelle zusammenbringen.

Lupinus albus, Keimwurzeln.

Temperatur . . .	0	5	10	15	20	25	30	39°	
Präsentationszeit . .	18h	45	30	20	20	20	20	25	Min.
Reaktionszeit . . .	∞	360	120	80	80	80	70	120	„

Daraus schließt Czapek, was die Präsentationszeit anbetrifft:

1. „Die Präsentationszeit, mithin die Intensität der Perception, ist, abgesehen von den extrem niedrigen Temperaturen, in hohem Grade von der Temperatur unabhängig, viel mehr als der motorische Apparat.

2. Extrem niedere Temperatur setzt die Sensibilität ungemein herab.

3. Temperaturgrade in der Nähe der Schädlichkeitsgrenze setzen wohl bereits die Sensibilität etwas herab, es ist jedoch diese Beeinflussung relativ sehr gering".

Ein ähnliches Verhältnis ergibt sich auch für die Länge der Reaktionszeiten, es ist daher nach Czapek charakteristisch für die Sensibilitätskurven „die relative Unabhängigkeit von Temperaturdifferenzen innerhalb der Grenzen von etwa 15—35°".

Im Laufe meiner eigenen weiteren Untersuchungen fand ich aber immer mehr heraus, daß diese von Czapek angegebenen Resultate durchaus nicht allgemein gültig sein können, daß vielmehr auch Temperaturen zwischen 15 und 35° auf die Länge von Präsentations- und Reaktionszeit von großem Einfluß sind.

B. Eigene Versuche.

Um meiner Sache sicher zu sein, stellte ich eigene Versuchsreihen mit Keimsprossen von *Vicia Faba* an.

Die in Töpfen gezogenen Versuchspflanzen wurden vor den Versuchen längere Zeit in der betreffenden zu untersuchenden Temperatur auf dem Klinostaten gedreht. Erst nachdem angenommen werden konnte, daß sich die Pflanzen auf die betreffende Temperatur eingestellt hatten, benutzte ich sie zu den Versuchen.

Zu dem Zweck wurden sie aus den Töpfen gezogen, die Wurzeln unter dem Samen abgeschnitten und der Stumpf mit feuchter Watte umhüllt. Diese Methode hatte sich schon bei früher ausgeführten, in späteren Kapiteln zu beschreibenden Versuchen gut bewährt; von einer irgendwie auffallenden, durch die Verwundung bedingten Störung konnte ich dabei nichts bemerken. Im übrigen kämen auch eventuelle leichtere dadurch hervorgerufene Störungen nicht in Betracht, da sie dann bei allen Versuchspflanzen in gleicher Weise vorhanden sind und den relativen Vergleichswert der Versuche untereinander nicht beeinträchtigen. Dabei bietet diese Methode den großen Vorteil, durch Auswahl immer nur das beste Material und zugleich in großer Menge zu den Versuchen verwenden zu können.

In der gleichen Temperatur, in der die Pflanzen auf dem Klinostaten rotiert worden waren, wurden sie dann auch geotropisch induziert und zur Beobachtung der Nachkrümmungen am Klinostaten gedreht.

Ich stellte nur Versuche über die Länge der Präsentationszeit an, die aber, wie aus dem folgenden Kapitel zu ersehen ist, auch

genügen, um die entsprechenden Daten über die Reaktionszeit anzugeben.

In der folgenden Tabelle sind meine Resultate betreffs der Länge der Präsentationszeiten bei verschiedenen Temperaturen für die Keimpflanzen von *Vicia Faba* mitgeteilt.

Tabelle 16. *Vicia Faba*, Keimsprosse.

Temp. (13—15°) im Mittel 14°.

Dauer der Induktionszeit	16	15	13	10—12 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	19	60	75	47
Zahl der gekrümmten Pflanzen	14	44	32	18

Präsentationszeit (13—15) 14 Minuten.

Temp. (16—18°) im Mittel 17°.

Dauer der Induktionszeit	12	11	10	9 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	16	71	62	35
Zahl der gekrümmten Pflanzen	16	46	24	10

Präsentationszeit 11 Min.

Temp. (19—21°) im Mittel 20°.

Dauer der Induktionszeit	8	7	6 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	39	78	37
Zahl der gekrümmten Pflanzen	29	39	16

Präsentationszeit (7—8) 7½ Min.

Temp. (24—26°) im Mittel 25°.

Dauer der Induktionszeit	5	4	3	2	1 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	19	62	84	45	16
Zahl der gekrümmten Pflanzen	15	41	52	11	2

Präsentationszeit 3 Min.

Temp. 30°.

Dauer der Induktionszeit	4	3	2	1 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	18	20	57	38
Zahl der gekrümmten Pflanzen	15	14	34	14

Präsentationszeit 2 Min.

Temp. (34—36°) im Mittel 35°.

Dauer der Induktionszeit	5	4	3	1 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	32	38	29	18
Zahl der gekrümmten Pflanzen	26	20	9	4

Präsentationszeit 4 Min.

Extrem niedrige Temperaturen wurden von mir nicht geprüft, sind auch von keiner so großen Bedeutung, wie die Temperaturen zwischen 15 und 35°, die bei den Versuchen im Laboratorium im allgemeinen in Betracht kommen.

Innerhalb dieser Grenzen konnte ich aber, wie aus der obigen Tabelle hervorgeht, im Gegensatz zu Czapek, eine sehr starke

Abhängigkeit der Präsentationszeit von der Temperatur konstatieren. So ist die Präsentationszeit bei 14° sieben mal so groß wie bei 30°, einer Temperatur, bei der das Optimum erreicht ist, d. h. die Präsentationszeit den geringsten Wert aufweist. Von hier an steigt mit der steigenden Temperatur auch die Präsentationszeit wieder.

Ein ganz ähnliches Ergebnis stellt sich auch bei Betrachtung der Reaktionszeiten für die verschiedenen Temperaturen heraus.

Die im folgenden zusammengestellten Reaktionszeiten sind beobachtet an den zur Bestimmung der Präsentationszeit am Klinostaten gedrehten Objekten.

Tabelle 17. *Vicia Faba*, Keimpflanzen.

Temperatur	14	17	20	25	30	35°
Zahl der geprüften Pflanzen	75	93	57	108	48	33
Mittel der Reaktionszeit	122,8	115,4	97,9	64,8	48,2	80,8
Verhältnis der Präsentations- zur Reaktionszeit	1 : 8,8	1 : 10,5	1 :13	1 : 21,6	1 : 24,1	1 : 20,2

Auch hier also dasselbe Ergebnis: Auch die Reaktionszeit ist in ihrer Länge von der verschiedenen Temperatur in hohem Grade abhängig. Das Optimum der Reaktionszeit mit nur 48,2 Min. liegt ebenfalls bei 30° und ist mehr als $2\frac{1}{2}$ mal kürzer als die Reaktionszeit bei 14° mit 122,8 Min. Über 30° tritt analog der Steigerung der Präsentationszeit auch ein Ansteigen der Reaktionszeit ein.

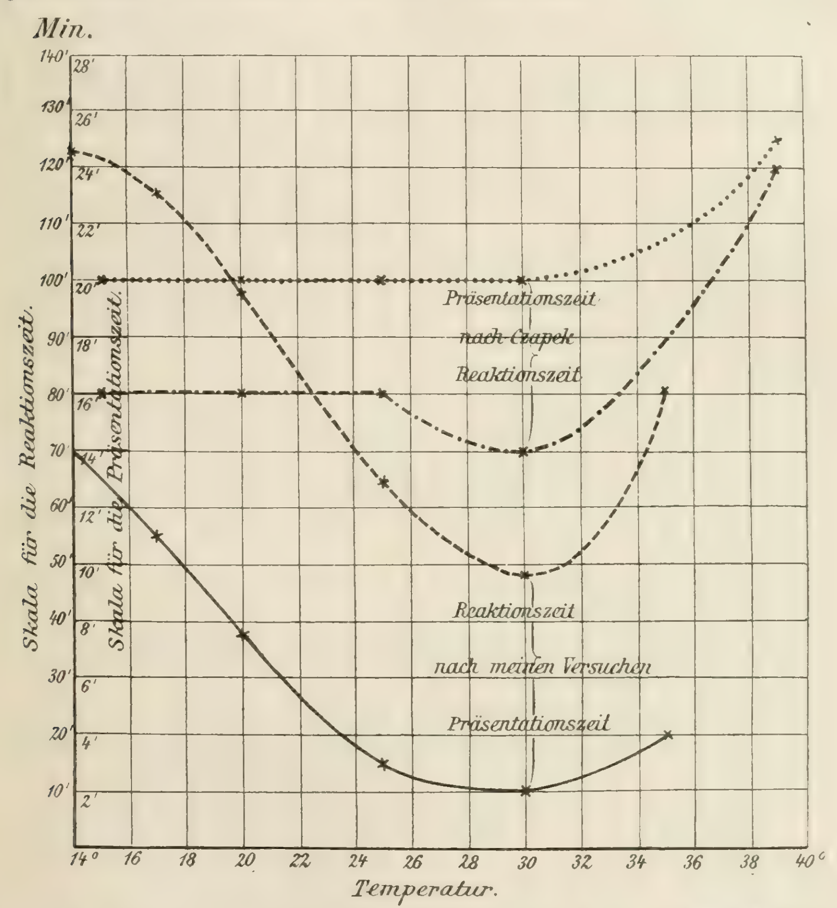
Die Ähnlichkeit des Abhängigkeitsverhältnisses der Präsentations- und der Reaktionszeit von der Temperatur tritt besonders schön und anschaulich hervor, wenn wir die Resultate in Form einer Kurve bringen (S. 71).

Zum Vergleich sind die aus den Resultaten Czapeks sich ergebenden Kurven mit eingezeichnet. Die Präsentationszeitkurve nach Czapek stellt sich zwischen 15 und 30° in Form einer geraden Linie dar, und ebenso auch die Reaktionszeitkurve zwischen 15 und 25°, während die von mir bestimmten Kurven in beiden Fällen zwischen 15 und 30° von ihrem Maximum auf ihr Minimum bei 30° sinken und von hier aus wieder ansteigen, wobei die Reaktionszeit mit der weiter steigenden Temperatur verhältnismäßig rascher zu steigen scheint als die Präsentationszeit; doch dürfte dieses Ergebnis noch durch weitere Versuche zu prüfen sein. Von großem Interesse ist der annähernd parallele Verlauf der beiden Kurven zwischen 15 und 30°.

C. Resultate.

Um nun zum Schluß noch einmal die von mir gefundenen Resultate zusammenzustellen, so gelten für Sprosse von *Vicia Faba* die Sätze:

1. Sowohl die Präsentationszeit als auch die Reaktionszeit zeigen, was ihre Länge anbetrifft, innerhalb 14 bis 35° eine starke, gesetzmäßige Abhängigkeit von der Temperatur.



2. Diese Abhängigkeit ist für die Präsentations- und Reaktionszeit eine ähnliche; sie gestaltet sich so, daß von 14° an mit steigender Temperatur ein fortgesetztes Kleinerwerden der beiden Zeiten zu konstatieren ist, bis beide ihr Minimum bei etwa 30° erreichen. Von hier an steigt mit steigender Temperatur sowohl die Länge der Präsentations- als auch die der Reaktionszeit wieder an.

Daß die Differenzen meiner Resultate mit denen Czapeks nur darauf zurückzuführen sind, daß Czapek seine Versuche hauptsächlich mit Wurzeln anstellte, kann ich kaum glauben, zumal da er für die Präsentationszeit ein ganz ähnliches Verhalten auch bei Sprossen von *Helianthus annuus* gefunden hat. Doch beschränkte ich mich auf *Vicia Faba*, da für mich hauptsächlich die Reaktionsweise dieser in allen meinen Versuchen besonders häufig benutzten Pflanze in Betracht kam.

D. Anhang. Einfluß eines den Versuchen vorausgehenden Kälteaufenthalts der Versuchspflanzen auf die Präsentations- und Reaktionszeit.

Mit den angeführten Untersuchungen ist natürlich nur ein ganz kleiner Teil der Frage nach der Beeinflussung der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit durch die Temperatur behandelt. Um das Kapitel vollständig zu machen, müßte innerhalb der minimalen bis maximalen Temperatur die Dauer der beiden Zeiten mit folgenden Modifikationen untersucht werden:

a) Induktion und Reaktion finden statt in gleicher Temperatur (Untersuchung der Temperaturen zwischen 0 und 40°).

b) Induktion und Reaktion finden statt in gleicher (Zimmer-) Temperatur nach einem mehr oder weniger langen Aufenthalt der Versuchspflanzen in 0 bis 40°.

c) Induktion findet statt in Temperaturen zwischen 0 und 40°, die Reaktion bei Zimmertemperatur.

d) Induktion findet statt bei Zimmertemperatur, die Reaktion in Temperaturen zwischen 0 und 40°.

e) Induktion findet statt bei Zimmertemperatur, dann folgt ein mehr oder weniger langer Aufenthalt in Temperaturen zwischen 0 und 40° und hierauf die Reaktion bei Zimmertemperatur.

Die Frage a) ist im vorhergehenden und von Czapek (1898, S. 195 ff.) behandelt worden, Frage c) ist teilweise behandelt worden von Czapek (1895, S. 271 ff.), Haberlandt (1902, S. 193 ff. und 1903, S. 473 ff.) und Darwin (1903, S. 363 ff.), Frage e) ebenso von Czapek (1895, S. 271 ff.).

Doch sind die über diese Fragen angestellten Untersuchungen nicht systematisch durch alle Temperaturen durchgeführt, sondern beschränken sich meist auf eine bestimmte Temperatur, da sie zum Teil, wie zB. die von Haberlandt und Darwin angestellten Untersuchungen, die Klärung anderer Fragen zum Zweck hatten.

Mit der Frage b) habe ich mich selbst noch zum Teil beschäftigt, jedoch sind meine Versuche in dieser Richtung noch nicht von abschließender Natur; sie sind hauptsächlich der Frage gewidmet, wie ein vor den Versuchen angewendeter, kürzerer oder längerer Aufenthalt der Versuchspflanzen in niederen Temperaturen auf die in optimaler bis Zimmertemperatur untersuchte Länge der Präsentations- und Reaktionszeit einwirkt. Diese Frage ist deshalb von Interesse, weil ihre Lösung lehrt, ob eine Kultur in Temperaturen, die von der später bei der Induktion herrschenden Temperatur abweichen, die Präsentations- und Reaktionszeit beeinflusst. Mit dem Eintritt der wärmeren Jahreszeit wurden dann diese Versuche abgebrochen und aus äußeren Gründen später nicht wieder aufgenommen. Die Resultate dürften aber Interesse genug bieten, um sie hier einzufügen.

Ich experimentierte hauptsächlich mit Keimsprossen von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus*. Die Pflanzen wurden vor der Induktion verschieden lange Zeit in Temperaturen zwischen 4 und 10° gehalten, die entweder natürlich in dem Raum zwischen Fenster und Vorfenster vorhanden waren oder künstlich im Eiskasten erzeugt wurden. Nach dem Aufenthalt in der Kälte kamen die Pflanzen in optimale bis Zimmertemperatur und wurden hier geotropisch induziert. In derselben Temperatur wurde dann auch die Reaktionszeit beobachtet.

a) Versuche mit Keimsprossen von *Vicia Faba*.

1. Die Induktion erfolgt sofort nach der Abkühlung.

Tabelle 18.

Dauer des Aufenthalts in der Kälte	Induktionszeit Min.	Reaktionszeit (Zahl der gekrümmten Pflanzen) Min.	Reaktionszeit normaler Kontrollpflanzen (Zahl der geprüften Pflanzen) Min.	Verlängerung der Reaktionszeit bei den abgekühlten Pflanzen Min.
$5^1/_2$—$27^1/_2$ St.	∞	81.7 (18)	58,7 (27)	23
$9^1/_2$—28 „	10	79,2 (18)	53.4 (47)	25,8

Die Untersuchungen über die Präsentationszeit ergaben folgende Resultate.

Tabelle 19.

Dauer des Aufenthalts in der Kälte	Induktionszeit Min.	Zahl der geprüften abgekühlten (normalen) Pflanzen	Zahl der gekrümmten abgekühlten (normalen) Pflanzen.
$9^1/_2$—28 St.	10	32 (38)	22 (36)
	9	3 (10)	1 (10)
	8	3 (3)	0 (3)

Präsentationszeit ca. 10 Min., normale Präsentationszeit 5 Min. (vgl. Kapitel I).

2. Auf die Abkühlung folgt zunächst ein 1 St. bis 4 St. 30 Min. währender Aufenthalt in 20 bis 25°, dann erst die Induktion.

Tabelle 20.

Dauer des Aufenthalts in der Kälte	Induktionszeit Min.	Zahl der geprüften Pflanzen	Zahl der gekrümmten Pflanzen	Reaktionszeit Min.
7 St. 7 Min. bis 24 St.	∞	7	7	78,7
	10	17	14	76,8

In beiden Fällen ist also die Reaktionszeit etwa gleich groß wie in den Versuchen, in denen die Pflanzen sofort nach der Abkühlung geotropisch induziert wurden; d. h. durch einen Aufenthalt von 1 St. bis $4^1/_2$ St. in Zimmertemperatur werden also die Folgen der vorhergehenden Abkühlung noch nicht aufgehoben.

b) Versuche mit Keimsprossen von *Phaseolus multiflorus*.

1. Die Induktion erfolgt sofort nach der Abkühlung.

Tabelle 21.

	Dauer des Aufenthalts in der Kälte	Induktionszeit Min.	Reaktionszeit (Zahl der geprüften Pflanzen) Min.	Reaktionszeit normaler Kontrollpflanz. (Zahl der gepr. Pflanzen) Min.	Verlängerung der Reaktionszeit bei d. abgekühlten Pflanzen Min.
1. Reihe	2 St. 48 bis 28 St. 45 Min.	∞	78,8 (37)	48,9 (26)	29,9
2. „	3 „ 30 „ 17 „ 15 „	∞	77 (8)	—	28,1
3. „	2 „ 15 „ 8 „ 29 „	∞	74 (18)	—	25,2
4. „	2 „ 15 „ 8 „ 29 „	15—25	68,8 (29)	44,4 (48)	24,4
5. „	2 „ 48 „ 24 „ 30 „	15—25	70,1 (20)	—	25,7
6. „	13 „ 30 „ 17 „ 15 „	15—25	68 (7)	—	23,6

Bezüglich der Länge der Präsentationszeit ist folgende Tabelle zu vergleichen.

Tabelle 22.

Dauer des Aufenthalts in der Kälte	Induktionszeit Min.	Zahl der geprüften abgekühlten (normalen) Pflanzen	Zahl der gekrümmten abgekühlten (normalen) Pflanzen
2 St. 15 bis 24 St 30 Min.	25	32	30
	20	43 (28)	24 (27)
	15	7 (4)	2 (4)
	11	4 (5)	0 (5)
	9	4 (3)	0 (3)
	7	4 (4)	0 (4)

Präsentationszeit ca. 20 Min., normale Präsentationszeit 3 bis 4 Min. (vgl. Kapitel I).

2. Auf die Abkühlung folgt zunächst ein 55 Min. bis 1 St. 32 Min. währender Aufenthalt in ca. 20°, dann erst die Induktion.

Die zwei in dieser Richtung gemachten Versuche ergaben als Mittel aus vier resp. sieben Pflanzen eine Reaktionszeit von 57 resp. 77,4 Minuten, Resultate, aus denen noch keine sicheren Schlüsse zu ziehen sind.

Aus den angeführten Versuchen mit Sprossen von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* folgt, daß **ein mehr oder weniger langer Aufenthalt in Temperaturen von 4—10°, welcher der in optimaler bis Zimmertemperatur stattfindenden Induktion und Reaktion vorausgeht, sowohl auf die Präsentations- als auch auf die Reaktionszeit verlängernd einwirkt.**

Diese Verlängerung ist wohl kaum darauf zurückzuführen, daß das in der Kälte langsamere Wachstum auch noch längere Zeit in der günstigen Temperatur anhält; denn die Pflanzen stellen sich nach Pfeffer (1904, S. 93) im allgemeinen ziemlich schnell auf die dem neuen Wärmegrad entsprechende Wachstumsschnelligkeit ein.

Noch unwahrscheinlicher wird diese Deutung in Anbetracht der Versuche, bei denen auf den Aufenthalt in der Kälte ein mehr oder weniger langer Aufenthalt in günstiger Temperatur folgte, ehe die Induktion vorgenommen wurde. Denn auch bei diesen Versuchen ist im allgemeinen die für die abgekühlten Organe charakteristische Verlängerung der Reaktionszeit noch zu beobachten.

Die genauere Zeit, nach der die Nachwirkung des früheren Aufenthaltes in der Kälte völlig verschwunden ist, und ebenso der

Einfluß der verschieden langen Dauer desselben auf die geotropischen Reizvorgänge ist von mir nicht bestimmt worden.

Diese Versuche in verhältnismäßig hoch über 0° liegenden Temperaturen zeigen auch, daß die Versuche Haberlandts (1902, S. 193 ff. und 1903, S. 473 ff.) mit Pflanzen, die durch Kälte entstärkt waren, nicht eindeutig sind, da schon ein relativ kurzer Aufenthalt in niederen Temperaturen einen deutlichen und nachhaltigen Einfluß auf die geotropischen Vorgänge hat.

Kapitel III. Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Dauer der Reizung.

Während in meinen ersten Versuchsreihen über die Präsentationszeit immer erst nach einer Zeit, nach der man sicher den Eintritt von Krümmungen erwarten konnte, zum ersten Mal kontrolliert wurde, fand bei meinen späteren Versuchen die erste Beobachtung meist schon zu einer Zeit statt, in der noch keine oder jedenfalls sehr wenige der Versuchspflanzen eine Krümmung aufwiesen. Von da an wurde der Krümmungseintritt bei den Versuchspflanzen immer in bestimmten Zwischenräumen (meist von 10—20 Minuten, zum Teil auch von nur 5 Minuten) kontrolliert und notiert. So war es möglich, die Reaktionszeit jeder einzelnen Versuchspflanze festzustellen.

Dabei beobachtete ich bald, als ich neben den Pflanzen, die auf die Präsentationszeit geprüft wurden, Kontrollpflanzen dauernd horizontal legte, daß in dem Eintritt der Krümmung, d. h. in der Länge der Reaktionszeit, zwischen den nur während der Präsentationszeit oder wenige Minuten darüber gereizten und den dauernd horizontal gelegten Objekten durchaus kein so großer Unterschied bestand, wie Czapek (1898, S. 186 ff.) angibt.

Czapek macht nämlich über die Reaktionszeit als „Maß der Erregungsintensität bei variabler Reizungsdauer" folgende Angaben: „Die Pflanzen mit der Expositionsdauer 60, 50, 40, 35 Minuten krümmen sich rasch hintereinander geotropisch, nachdem sie auf den Klinostaten gebracht worden sind, so daß sie alle 90 Minuten nach Beginn der Reizung Beginn der Reaktion zeigen. Die weniger als 35 Minuten lang gereizten Gruppen folgen mit ihrer Reaktion in immer längeren Pausen nach, so daß es bei 20 Minuten hindurch exponierten Pflanzen 2—3 Stunden währt, ehe wir Krümmungsbeginn notieren können. Die Reaktionszeit ist also nicht etwa der Expositionsdauer umgekehrt proportional, sondern fällt

mit deren Steigerung von der Präsentationszeit an erst langsam, worauf eine rasche Abnahme bis zum erreichbaren Minimum folgt."

Schon **Fitting** (1905, S. 370) spricht auf Grund seiner Versuche die Vermutung aus, daß die minimale Größe der Reaktionszeit eher erreicht wird, als **Czapek** angibt, ohne diese Frage jedoch weiter zu verfolgen.

In meinen eigenen Versuchen fand ich nun, daß die Länge der Reaktionszeit bei Reizung von der Dauer der Präsentationszeit oder wenigen Minuten darüber gar nicht oder nur wenig differiert von der Reaktionszeit, die ich bei dauernd horizontal gelegten Versuchspflanzen beobachten konnte. Das Versuchsmaterial, aus dem ich diese Schlüsse gezogen habe, findet sich in den folgenden Tabellen zusammengestellt.

In der ersten Kolumne ist immer die Temperatur, in der zweiten die Dauer der Reizung angegeben. Die Reizzeit der dauernd horizontal gelegten Pflanzen ist mit ∞ bezeichnet und kommt an erster Stelle, hierauf folgen die Resultate bei den verschiedenen geprüften Induktionszeiten znnächst alle zusammengefaßt und dann, soweit möglich, auch noch für jede einzelne Induktionszeit im besonderen. In der dritten Kolumne ist die Zahl der zur Untersuchung gekommenen Pflanzen, in der vierten das Mittel der an diesen beobachteten Reaktionszeiten zu finden. Dieses Mittel wurde so berechnet, daß bei jedem Versuch die Reaktionszeit jedes einzelnen Keimlings notiert, dann alle diese Reaktionszeiten zusammengezählt und diese Summe durch die Zahl der Versuchspflanzen dividiert wurde. In der letzten Kolumne endlich finden sich die Differenzen der Reaktionszeiten von kurz und von dauernd induzierten Versuchspflanzen. Die mit + versehenen Zahlen zeigen an, daß die Reaktionszeit bei der betreffenden Induktionszeit größer, die mit — bezeichneten, daß sie kleiner ist als die Reaktionszeit dauernd horizontal gelegter Pflanzen.

a) Versuche mit in Töpfen gezogenen Sprossen.

Tabelle 23.

Phaseolus multiflorus, Keimsprosse (Präsentationszeit 3—4 Min.).

	Dauer der Induktionszeit Min.	Zahl der geprüften Pflanzen	Mittel der Reaktionszeit Min.	Differenz Min.
1. Vers.-Reihe				
($24^1/_2$—30°)	∞	12	41,7	
	4—5	12	37,9	— 3,8

	Dauer der Induktionszeit Min.	Zahl der geprüften Pflanzen	Mittel der Reaktionszeit Min.	Differenz Min.
2. Vers.-Reihe (21—32°)	3—17	58	45,8	
	3—4	15	42,9	
	5	7	48	
	6	7	45,7	
	7	12	49,4	
	12—17	17	45	
3. Vers.-Reihe (24—31°)	∞	26	48,9	
	7—20	39	42,5	— 6,4

Tabelle 24.

Vicia Faba equina, Keimsprosse (Präsentationszeit 5 Min.).

1. Vers.-Reihe Zimmertemperatur	∞	39	54	
	5—7	26	49,1	— 5,9
2. Vers.-Reihe (20—30°)	∞	43	60,6	
	8—10	47	53,4	— 7,2
3. Vers.-Reihe Zimmertemperatur	∞	89	69,6	
	7—12	60	78,3	+ 8,7

b) Versuche mit Wurzeln.

Tabelle 25. *Vicia Faba equina* (Präsentationszeit 6 Min.).

Zimmertemperatur	∞	60	69,6	
	5—10	79	70,4	+ 0,8
	5	20	66,1	— 3,5
	6	39	61,6	— 8
	7—10	20	72,3	+ 2,7

Tabelle 26. *Phascolus multiflorus* (Präsentationszeit 7—8 Min.)

Zimmertemperatur	∞	72	71,9	
	7—8	74	75,3	+ 3,4
	7	19	76	+ 4,1
	8	55	75	+ 3,1

c) Versuche mit abgeschnittenen Sprossen.

Tabelle 27. *Plantago media* (Präsentationszeit 3 Min.).

Zimmertemperatur	∞	11	40,5	
	3—7	74	42,8	+ 2,3
	3—4	20	45	+ 4,5
	5	31	40,6	+ 0,1
	6—7	23	43,8	+ 3,3

Tabelle 28.

Sisymbrium officinale (Präsentationszeit 3 Min.).

	Dauer der Induktionszeit Min.	Zahl der geprüften Pflanzen	Mittel der Reaktionszeit Min.	Differenz Min.
Zimmer-	∞	79	41,3	
temperatur	3—7	78	37,6	— 3,7
	3—4	26	39,5	— 1,8
	5	29	38,4	— 2,9
	6—7	23	34,5	— 6,8

Tabelle 29.

Capsella bursa pastoris (Präsentationszeit unter 2 Min.).

	Dauer der Induktionszeit Min.	Zahl der geprüften Pflanzen	Mittel der Reaktionszeit Min.	Differenz Min.
Zimmer-	∞	72	41,6	
temperatur	1½—5	96	37,9	— 3,7
	1½—3	56	38,1	— 3,5
	4—5	40	37,5	— 4,1

Die in diesen Tabellen zusammengestellten Resultate lassen wohl keinen Zweifel an der Richtigkeit der Behauptung aufkommen, daß die Reaktionszeit bei Reizung von der Dauer der Präsentationszeit oder wenig darüber nicht länger ist, als die bei dauernder Horizontallage zu beobachtende. Durch Einwirkung des geotropischen Reizes während der Dauer der Präsentationszeit wird also schon das Minimum der Reaktionszeit erreicht. Denn die größte Differenz, die sich findet zugunsten einer längeren Reaktionszeit bei kurzer Induktion, nämlich 8,7 Minuten, ist schon an und für sich so klein, daß sie die Fehlergrenze nicht überschreiten dürfte. Zudem wird ihre Bedeutung noch dadadurch vermindert, daß das Mittel der Reaktionszeit bei kurzer Induktion häufig gar um einige Minuten kleiner ist, als die Reaktionszeit bei dauernder Reizung; das in dieser Richtung erreichte Maximum mit 7,2 Minuten ist nicht viel kleiner als das oben angeführte Maximum in der entgegengesetzten Richtung. In Anbetracht dieser Verhältnisse darf wohl die Reaktionszeit in beiden Fällen gleich gesetzt werden. Damit ist aber natürlich durchaus nicht gesagt, daß nicht etwa durch länger als die Präsentationszeit währende Reizung eine weitere Steigerung der Erregungsintensität hervorgerufen werden kann. Dies ist vielmehr sicher, nur drückt sich diese stärkere Erregung nicht in einem früheren Beginn der Reaktion aus. Zur Messung der verschiedenen Stärke der

Erregung, hervorgerufen durch verschieden lange Dauer des einwirkenden Reizes, müssen daher andere Faktoren herangezogen werden, vor allem die Intensität der Krümmung, da dieselbe erfahrungsgemäß mit zunehmender Erregungsgröße sich verstärkt.

So erhebt sich die Frage, ob überhaupt eine Steigerung der Erregung, wie sie zB. auch durch Zentrifugieren, d. h. durch Steigerung der einwirkenden Kraft, hervorgerufen werden kann, sich in der Abkürzung der Reaktionszeit ausdrückt. Der Untersuchung dieser Frage ist das folgende Kapitel gewidmet.

Kapitel IV. Abhängigkeit der Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Zentrifugalkräften über und unter 1 g.

A. Literatur.

Der Einfluß verschiedener Zentrifugalkräfte auf den Geotropismus wurde hauptsächlich von Czapek (1895, S. 301 ff. und 1898, S. 191 ff.) studiert. Die in der früheren Literatur darüber vorhandenen Angaben von Sachs, Elfving, Schwarz sind bei Czapek zitiert und in ihren wichtigsten Ergebnissen besprochen.

Czapek arbeitete mit Wurzeln von *Vicia Faba* (kleine Varietät) und *Lupinus albus*, „mit welchen identische Ergebnisse erzielt wurden". Dabei fand er, daß bei etwa 40facher Schwerkraftwirkung das Minimum der Reaktionszeit mit $^3/_4{}^h$ (17°) erreicht ist, während dieselbe bei 1 g schon $1^3/_4{}^h$ beträgt. Seine Ergebnisse lassen sich in folgende Tabelle zusammenfassen.

Angewandte Fliehkraft	35—38	10—28	4,3—7	0,9—3,5	0,6	0,4—0,5	0,02—0,2 g
Reaktionszeit . . .	$^3/_4$	1	$1^1/_2$	$1^3/_4$	$2^1/_2$	3	4^h

Angewandte Fliehkraft	0,003	0,001	0,0005 g
Reaktionszeit . . .	5	6	nach 8^h kaum eine Krümmung angedeutet.

Nach dieser Tabelle bezeichnet Czapek den Wert von 0,001 g als Reizschwelle für die geotropische Empfindung der *Vicia Faba*- und *Lupinus*-Keimwurzeln.

Auch Jost (1902, S. 176) erhielt bei Linsenwurzeln und Panicumkotyledonen bei Verwendung einer Fliehkraft von 0,02 bis 0,05 g die „schönsten" Krümmungen.

Ebenso fanden Darwin und Pertz (1904, S. 478 ff.) in Versuchen mit *Setaria* und *Sorghum* bei Anwendung einer Zentrifugalkraft von 0,02—0,05 g zumeist geotropische Krümmungen, desgleichen Němec (1902, S. 348) in Versuchen mit *Pisum*-Wurzeln bei 0,06—0,08 g.

Endlich sei noch eine Bemerkung Haberlandts (1903, S. 499) erwähnt, wonach er in Versuchen mit Keimwurzeln von *Zea Mays* bei einer Fliehkraft von 14 g nach 3 Minuten langer Rotation nachträglich am Klinostaten „sehr schöne“ Krümmungen auftreten sah.

Aus diesen Literaturangaben sieht man, daß abgesehen von der Czapekschen Arbeit nur sporadische Bemerkungen über den Einfluß der Zentrifugalkraft auf die geotropischen Vorgänge vorhanden sind. Namentlich findet man außer der letzten Angabe Haberlandts in der ganzen Literatur keine Arbeit, worin der Einfluß der Zentrifugalkraft auf die Länge der geotropischen Präsentationszeit behandelt wäre.

B. Methodisches.

Was die Methode bei meinen Zentrifugalversuchen anbelangt, so benutzte ich zur Erreichung von Zentrifugalkräften über 1 g als Zentrifugalapparat einen Wassermotor. Auf die horizontale Achse dieses Motors konnte eine Metallscheibe von ca. 24 cm Durchmesser aufgeschraubt werden. Die Scheibe trug eine kreisförmige Korkplatte, die bei den Versuchen noch mit einer mehrfachen Lage feuchten Filtrierpapiers überzogen war. Auf dieser wurden die Versuchspflanzen, in unserem Fall abgeschnittene und weiter, wie im vorhergehenden schon beschrieben, vorbehandelte Keimpflanzen von *Vicia Faba* mittels Nadeln, die durch die Samen gestochen wurden, senkrecht zu den Radien befestigt und zwar so, daß die nach außen gerichtete Seite sich gegen ein festes Widerlager aus Kork lehnte, das eine bei sehr starken Zentrifugalkräften zu befürchtende mechanische Ausbiegung der Keimlinge in der Richtung der Zentrifugalkraft verhinderte. Für die Krümmung bildete dieses Korkwiderlager kein Hindernis, da diese ja in dem entgegengesetzten Sinn, nämlich nach dem Rotationszentrum zu, erfolgte. Auf die mit den Versuchspflanzen besteckte Scheibe wurde zur Herstellung eines feuchten Raumes ein zur Zentrifuge gehöriger, genau passender Glasbehälter aufgeschraubt.

Bei sehr starken Zentrifugalkräften wurde die Drehung während des Versuchs ein- oder mehrmals, je nachdem es nötig war, auf kurze Zeit unterbrochen, um die Versuchspflanzen zu begießen. Auch zum Kontrollieren der Krümmung war natürlich ein mehrmaliges kurzes Unterbrechen der Drehung nötig.

Die Zahl der Umdrehungen wurde anfangs ohne weiteres Hilfsmittel bestimmt, später aber mit Hilfe eines Tourenzählers, der mit der Spitze seiner Achse auf die Mitte der Glasschale aufgesetzt wurde, welche die Zentrifugalscheibe überdeckte. So ließ sich aus der Zahl der Umdrehungen pro Sekunde und der Entfernung der Versuchspflanzen vom Rotationszentrum in jedem Falle leicht die angewandte Zentrifugalkraft berechnen nach der Formel:

$$\text{Größe der Zentrifugalkraft} = 4{,}024 \frac{r}{t^2},$$

wobei r den Radius in Metern und t die Umlaufszeit in Sekunden bedeutet.

Zur Erzielung von Zentrifugalkräften unter 1 g konnte der oben beschriebene Apparat nicht verwendet werden, da eine so langsame Umdrehung der Turbine, wie sie für diese Versuche nötig gewesen wäre, nicht erzielbar war. Nachdem ich mehrere ungeeignete Methoden versucht hatte, fand ich eine günstige Methode derart, daß ich an der horizontalen Achse des Pfefferschen Klinostaten große Pappscheiben von ca. 70 cm Durchmesser rotieren ließ. Durch verschieden raschen Gang des Klinostaten und verschiedene Entfernung der Versuchspflanzen vom Zentrum der Drehscheibe konnte ich so alle nötigen Abstufungen der Massenbeschleunigung erzielen.

C. Einfluß des Zentrifugierens auf die Reaktionszeit.

1. Zentrifugalkräfte über 1 g.

Die Resultate einer ersten Versuchsreihe in dieser Richtung finden sich in folgender Tabelle.

Tabelle 31. *Vicia Faba*, Keimsprosse. Temperatur 20—22°.

Angewandte Zentrifugalkraft g	Zahl der geprüften Pflanzen	Mittel der Reaktionszeit Min.
20—50	55	50,5
80—90	13	59,7
90—160	14	57,4

Mittel der Reaktionszeit aus allen 82 zentrifugierten Pflanzen . . 53,13 Min.
" " " " 72 horizontal gelegten Kontrollpflanzen 64,6 "

Dabei ist zu bemerken, daß die letzten in obiger Tabelle angegebenen Zentrifugalkräfte nicht genau und zwar wahrscheinlich etwas zu hoch sind, da die Umdrehungsgeschwindigkeit hier noch durch Zählen ermittelt wurde.

Zweite Versuchsreihe.

Tabelle 32.

Vicia Faba, Keimsprosse. Temperatur 16—19°.

Angewandte Zentrifugalkraft g	Zahl der geprüften Pflanzen	Mittel der Reaktionszeit Min.
6,5—10	8	72,5
10—20	24	64,8
20—30	8	61,5
30—40	15	68,2
40—50	7	70,4
50—60	16	63
60—70	4	80
70—80	8	62,5
80—90	3	76
100—110	8	68,7

Mittel der Reaktionszeit aus allen 101 zentrifugierten Pflanzen . . 66,8 Min.
" " " " 55 horizontal gelegten Kontrollpflanzen 72 "

Vergleichen wir die beiden Tabellen miteinander, so finden wir, daß die Reaktionszeit der zentrifugierten Pflanzen sich um ganz geringe Werte von der der nicht zentrifugierten Kontrollpflanzen unterscheidet: in der ersten Versuchsreihe ist nämlich die Reaktionszeit der zentrifugierten um ca. 11 Min., in der zweiten nur um ca. 5 Min. kürzer als die Reaktionszeit der dauernd horizontal gelegten Pflanzen. Diese Unterschiede sind so gering, daß sie innerhalb der Fehlergrenze liegen dürften, wie aus den Einzelheiten der Tabelle hervorgeht. Wir können also sagen: schon bei 1 g ist das Minimum der Reaktionszeit erreicht. Größere Zentrifugalkräfte (der höchste sicher bestimmte Wert ist 111 g) haben keinen verkürzenden Einfluß.

Es kann also auch in diesem Falle eine durch Steigerung der einwirkenden Kraft hervorgerufene Steigerung der geotropischen Erregung durch das Kriterium der Reaktionszeit nicht nachgewiesen werden.

Bis 111 g ist aber auch noch kein schädigender Einfluß der großen Zentrifugalkräfte zu konstatieren, der bei noch höheren Werten wahrscheinlich eintritt. Doch habe ich diese Werte mit meiner Turbine nicht erreichen können; die Bestimmung der Schädlichkeitsgrenze ist auch für unsere Betrachtung von keiner besonderen Bedeutung.

Diese meine Versuchsergebnisse stehen mit denen Czapeks in Widerspruch, der ja, wie aus den oben angeführten Tabellen ersichtlich ist, das Minimum der Reaktionszeit für die von ihm untersuchten Pflanzen erst bei ca. 40 g findet. Daß diese Verschiedenheit bloß mit dem Umstande zusammenhängt, daß ich andere Versuchsobjekte benutzte als Czapek — er verwendete neben Wurzeln ja auch Sprosse von *Helianthus* — kann ich kaum annehmen.

2. Zentrifugalkräfte unter 1 g.

Gehen wir nun zu den Versuchen mit Zentrifugalkräften unter 1 g über, so ist zunächst zu bemerken, daß es hier viel schwerer ist, die Reaktionszeiten für die einzelnen kleinen Zentrifugalkräfte sicher zu bestimmen. Denn der Einwirkung so kleiner Kräfte gegenüber kommen die individuellen Verschiedenheiten und alle möglichen anderen störenden Faktoren auch schon wegen der viel längeren Dauer der Versuche viel mehr zur Geltung als bei größeren Zentrifugalkräften.

So mußten hier eine Menge Versuche gemacht werden, um zu brauchbaren Resultaten zu gelangen. Ganz genaue Ergebnisse sind aus den angeführten Gründen bei diesen Versuchen gar nicht oder nur durch Anstellung einer sehr großen Zahl von Versuchen zu erreichen.

Die von mir angestellten Versuche ergaben folgende Resultate.

Tabelle 33. *Vicia Faba*, Keimsprosse. Temperatur 17—21 $^{1}/_{2}$ ^{0}.

Angewandte Zentrifugalkraft g	Zahl der geprüften Pflanzen	Zahl der gekrümmten Pflanzen	Mittel der Reaktionszeit
0,014	27	16	4 St. 37 Min.
0,056	31	29	3 „ 26 „
0,099	29	28	3
0,20	11	10	2 „ 5 „
0,31	28	28	1 „ 55 „
0,80	15	15	1 „ 53 „
1,25—2,19	83	82	1 „ 27 „

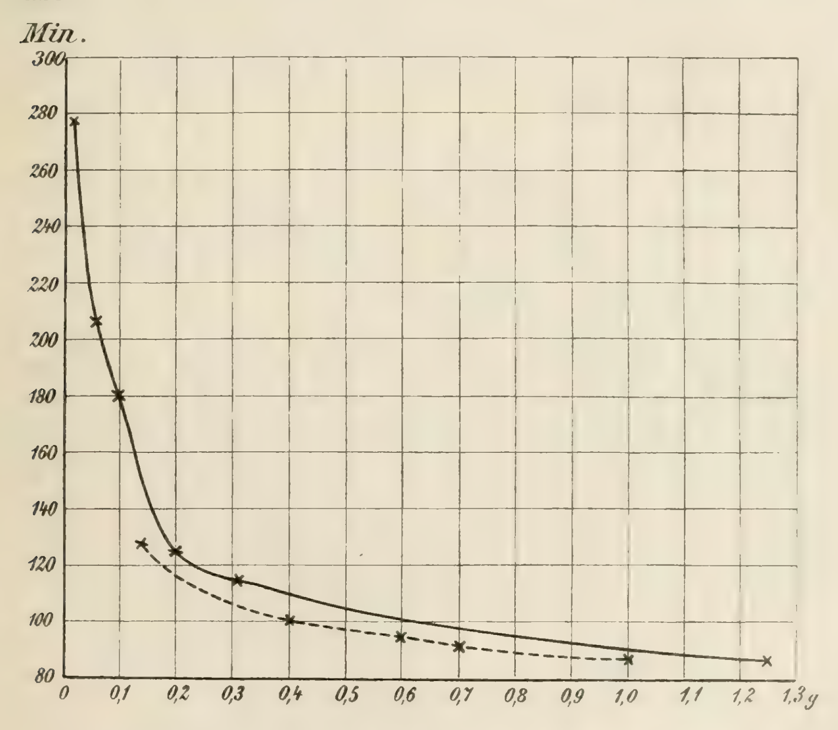
Mittel der Reaktionszeit aus 141 horizontal gelegten Pflanzen 1^{h} 12 Min.

Ein einheitlicheres Bild der Reaktionszeiten bei diesen kleinen Zentrifugalkräften ergaben die bei Untersuchung der Präsentationszeit erhaltenen Reaktionszeiten.

Tabelle 34. *Vicia Faba*, Keimsprosse. Temperatur 20—25°.

Angewandte Zentrifugalkraft g	Zahl der Versuchspflanzen	Mittel der Reaktionszeit
0,13—0,15	127	2 St. 8 Min.
0,4	61	1 „ 40 „
0,6	72	1 „ 35 „
0,7	58	1 „ 31 „
1	76	1 „ 27 „

Wenn wir aus der ersten Tabelle den Wert für 0,8 g, der offenbar zu hoch ist, fallen lassen und nun für die anderen Werte sowohl aus der ersten, wie aus der zweiten Tabelle die Kurven zeichnen, so sehen wir, daß sie einen ziemlich ähnlichen Verlauf haben.



Zugleich ergänzen sich die beiden Kurven in wünschenswerter Weise, indem in der einen, welche die aus den dauernd zentrifugierten Pflanzen erhaltenen Reaktionszeiten enthält, hauptsächlich die Werte zwischen 0,3—0,01 g genauer bestimmt sind, während die aus der Prüfung der Präsentationszeit erhaltenen Reaktionszeiten den

genaueren Verlauf der Kurve zwischen 0,3—1 g bestimmen. Daß die beiden Kurven nicht direkt aneinander anschließen, hängt wohl damit zusammen, daß in den Versuchen der Tabelle 34 etwas höhere Temperaturen herrschten.

Aus der Kurve ist zu ersehen, daß die Reaktionszeit von 0 g an, wo sie ∞ beträgt, anfangs sehr schnell abnimmt. Später wird der Abfall ein viel langsamerer, und die Reaktionszeit erreicht schon bei 1 g oder ganz wenig darüber ihren geringsten Wert, unter den sie bei weiterem Steigern der Zentrifugalkraft bis zu 111 g nicht herabgeht.

Die Bemerkung, daß die Reaktionszeit anfangs sehr schnell abnimmt, später aber einen langsameren Abfall zeigt, findet sich auch schon bei Czapek (1895, S. 306 und 1898, S. 192), nur daß er für seine Objekte, wie schon oben angeführt, von 1 g mit einer Reaktionszeit von $1^3/_4$ St. ab einen weiteren Abfall der Reaktionszeit bis auf $^3/_4$ St. bei ca. 40 g konstatiert, was ich in meinen Versuchen nicht bestätigen konnte.

D. Einfluß des Zentrifugierens auf die Präsentationszeit.

Die Versuchspflanzen (Keimsprosse von *Vicia Faba*) wurden ganz in derselben Weise zu den Versuchen vorbereitet, wie es bei den vorhergehenden Versuchen geschah.

Für die Prüfung der Zentrifugalkräfte über 1 g wurden die Versuchspflanzen auf der Turbine gedreht, zur Erreichung der Zentrifugalkräfte unter 1 g kamen sie auf die oben beschriebenen Pappscheiben. Nachdem sie die gewünschte Zeit der Zentrifugalkraft ausgesetzt gewesen waren, wurden sie am Klinostaten langsam weiter rotiert.

1. Zentrifugalkräfte über 1 g.

Tabelle 35. *Vicia Faba*, Keimsprosse. Temperatur 19—25°.

Angewandte Zentrifugalkraft 1,07 g.

Dauer der Induktion	12	10	9	8	7	6 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . .	15	54	13	32	6	11
Zahl der gekrümmten Pflanzen .	13	39	6	17	0	1

Präsentationszeit 8 Min.

Angewandte Zentrifugalkraft 1,2—2,3 g.

Dauer der Induktionszeit	5	4	3	2	1 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	7	22	17	7	16
Zahl der gekrümmten Pflanzen . . .	5	11	6	3	0

Präsentationszeit 4—5 Min.

Angewandte Zentrifugalkraft 2,5—3,5 g.

Dauer der Induktionszeit . . .	$3^1/_2$—5	3	$2^1/_2$	2	1 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . .	49	50	8	7	16
Zahl der gekrümmten Pflanzen .	28	30	1	3	0

Präsentationszeit 3 Min.

Angewandte Zentrifugalkraft 3,7—6,8 g.

Dauer der Induktionszeit . .	3—5	$2^1/_2$	2	$1^1/_2$	1	$^1/_2$ Min.
Zahl der geprüften Pflanzen .	22	37	43	71	20	20
Zahl der gekrümmten Pflanzen	15	23	27	33	9	4

Präsentationszeit 2 Min.

Angewandte Zentrifugalkraft 8,4—12,9 g.

Dauer der Induktionszeit	$1^1/_2$	1	$^1/_2$	$^1/_4$ Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	3	28	20	31
Zahl der gekrümmten Pflanzen . . .	3	15	6	4

Präsentationszeit 1 Min.

Angewandte Zentrifugalkraft 18,1—20,7 g.

Dauer der Induktionszeit	1	$^1/_2$	$^1/_4$ Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	18	5	15
Zahl der gekrümmten Pflanzen	15	5	7

Präsentationszeit $^1/_2$ Min.

Angewandte Zentrifugalkraft 22,1—32,6 g.

Dauer der Induktionszeit	1	$^1/_2$	$^1/_4$ Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	4	8	27
Zahl der gekrümmten Pflanzen	4	4	22

Präsentationszeit $^1/_4$ Min.

Andere Versuche, in denen die Zentrifugalkraft wie bei der Untersuchung der Reaktionszeit bis zu 111 g gesteigert wurde, sind in der obigen Tabelle nicht angeführt. Denn um Zentrifugalkräfte über ca. 30 g zu erhalten, mußte die Turbine immer mindestens $^1/_2$ Min. gehen, eine Induktionszeit, die natürlich die Präsentationszeit bei der betreffenden Zentrifugalkraft längst übersteigt. Diese methodischen Schwierigkeiten verhinderten es, die Präsentationszeit für noch größere Zentrifugalkräfte zu bestimmen; doch zweifle ich nicht daran, daß sie für so große Kräfte noch geringer ist.

2. Zentrifugalkräfte unter 1 g.

Tabelle 36. *Vicia Faba*, Keimsprosse. Temperatur 22—26°.

Angewandte Zentrifugalkraft 0,71 g.

Dauer der Induktionszeit . . .	12	10	9	8	7	6 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen . .	16	65	15	34	7	14
Zahl der gekrümmten Pflanzen .	12	40	3	9	1	0

Präsentationszeit 10 Min.

Angewandte Zentrifugalkraft 0,6 g.

Dauer der Induktionszeit	30	27	25	20 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	13	6	122	80
Zahl der gekrümmten Pflanzen	12	5	66	35

Präsentationszeit 25 Min.

Angewandte Zentrifugalkraft 0,4 g.

Dauer der Induktionszeit	30	27	25	20 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	16	8	98	59
Zahl der gekrümmten Pflanzen	14	5	30	20

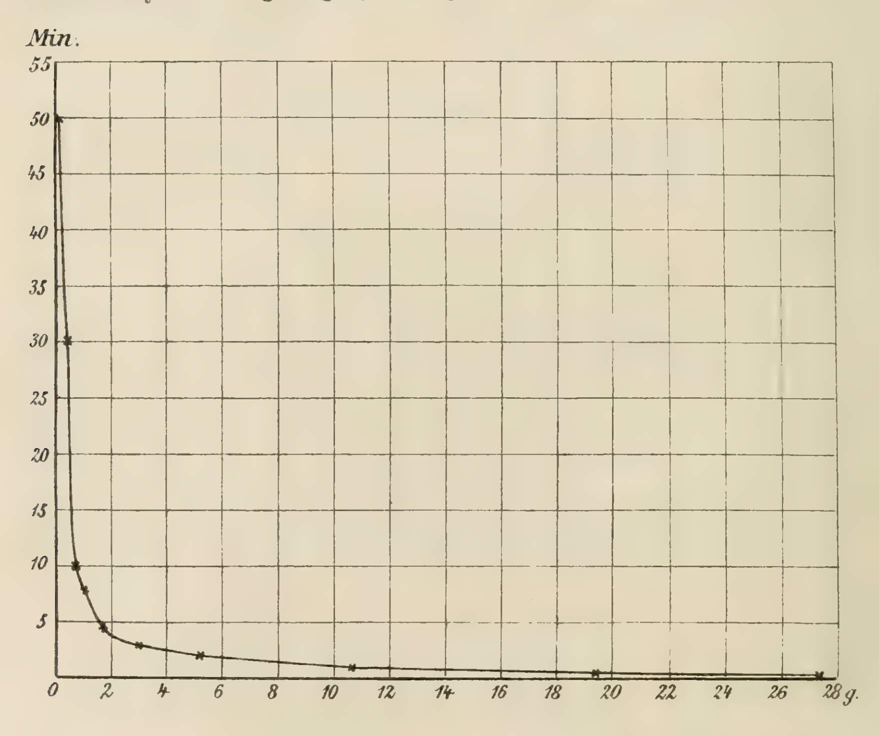
Präsentationszeit 30 Min.

Angewandte Zentrifugalkraft 0,13—0,15 g.

Dauer der Induktionszeit	55	50	45 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	41	149	69
Zahl der gekrümmten Pflanzen	31	78	18

Präsentationszeit 50 Min.

Werden die gefundenen Werte beider Tabellen in ein Koordinatensystem eingetragen, so ergibt sich folgende Kurve:



Betrachten wir die Kurve, so finden wir auch hier im Anfang ein sehr schnelles Fallen der Präsentationszeit; insofern ist diese Kurve der aus den Reaktionszeiten erhaltenen ähnlich. Doch

unterscheidet sie sich von dieser dadurch, daß auch über 1 g mit steigender Zentrifugalkraft ein sehr deutlicher weiterer Abfall der Präsentationszeit zu konstatieren ist, indem die Präsentationszeit von ca. 8 Min. bei 1 g bis auf $^1/_4$ Min. bei etwa 27 g, dem aus methodischen Gründen kleinsten feststellbaren Wert, herabsinkt.

E. Resultate.

Die Ergebnisse meiner Versuche mit Keimsprossen von *Vicia Faba* sind:

1. Schon bei der Einwirkung von 1 g erreicht die Reaktionszeit ihren minimalen Wert, sie kann auch durch Zentrifugalkräfte bis 111 g nicht mehr oder nur ganz unbedeutend verkürzt werden.

2. Zentrifugalkräfte unterhalb 1 g haben eine Verlängerung der Präsentations- und Reaktionszeit zur Folge und zwar wächst die letztere anfangs langsam, später sehr rasch.

3. Während Zentrifugalkräfte über 1 g auf die Länge der Reaktionszeit nicht weiter vermindernd einwirken, zeigt die Präsentationszeit bei Steigerung der Zentrifugalkraft von 1 auf etwa 27 g eine weitere Abkürzung von 8 auf $^1/_4$ Min.

Die durch Steigerung der einwirkenden Kraft über 1 g hervorgerufene Steigerung der Erregung drückt sich also zwar nicht in einer Verkürzung der Reaktionszeit, wohl aber in einer solchen der Präsentationszeit deutlich aus.

Kapitel V. Präsentations- und Reaktionszeit in ihrer Abhängigkeit von der verschiedenen Angriffsrichtung der Schwerkraft.

Nach den im letzten Kapitel erhaltenen Resultaten war es von großem Interesse, an Stelle der verschiedenen Fliehkräfte verschiedene Ablenkungswinkel zu studieren, um zu sehen, ob nicht etwa ein der Einwirkung kleiner Fliehkräfte ähnlicher Effekt durch die Schwerkraft hervorgerufen wird, wenn sie in kleinen Ablenkungswinkeln auf die Versuchspflanzen wirkt.

Es kommen nämlich hierbei in der zur Achse des Keimlings senkrechten Richtung nur dem Sinus des Ablenkungswinkels entsprechende Bruchteile der Schwerkraft zur Geltung.

Daß allerdings nur diese zur Achse des Keimlings senkrechten Bruchteile für die geotropische Reizung der betreffenden Pflanzen von Bedeutung sind, ist nicht von vornherein sicher, doch machen es die im folgenden angeführten Befunde sehr wahrscheinlich.

Die in dieser Richtung angestellten Versuche sollten einerseits zum Vergleich mit den Werten dienen, die bei den entsprechenden Zentrifugalversuchen erhalten wurden, andererseits unsere Anschauungen über den Effekt verschieden großer Winkelablenkung aus der Vertikalrichtung erweitern.

Von diesem letzteren Gesichtspunkt aus haben hauptsächlich Czapek (1895, S. 283ff. und 1898, S. 193ff.) und Fitting (1905, S. 273ff.) Versuche angestellt. Die Vorgeschichte unserer Frage findet sich in der Arbeit Fittings (1905, S. 243ff.), auf die hiermit verwiesen sei.

Nach den Versuchen Fittings darf es als sicher gelten, daß die Horizontale die optimale Reizlage ist. Außerdem fand Fitting, daß sich gleiche Winkel unterhalb und oberhalb des Horizonts hinsichlich der geotropischen Impulse, die in gleichen Zeiten erfolgen, nicht wesentlich unterscheiden.

Weiter konnte Fitting aus seinen Versuchen schließen, daß die geotropischen Erregungen mit großer Annäherung mit dem Verhältnis der Sinus der Ablenkungswinkel übereinstimmen. „Doch nehmen etwa vom Ablenkungswinkel 30° an mit der Verkleinerung dieses Winkels die Intensitäten der Erregung etwas schneller als die Sinuswerte ab“ (1905, S. 327).

Bei meinen eigenen Versuchen diente mir als Kriterium, wie in den vorhergehenden Kapiteln, die Größe der Präsentations- und Reaktionszeit. Die Versuche wurden so ausgeführt, daß abgeschnittene Keimlinge von *Vicia Faba* auf kreisförmige Pappscheiben gesetzt wurden. Auf der Fläche des Kreises waren im Abstand von je 15° Durchmesser gezogen. Die Versuchspflanzen wurden nun mit Nadeln so aufgesteckt, daß sie auf einem dieser Durchmesser genau senkrecht standen. Mit Hilfe eines Lotes konnte dann die Pappscheibe am Klinostaten in Abständen von 15° genau fixiert, und so die Versuchspflanzen leicht und schnell in jeden beliebigen Ablenkungswinkel von der Horizontalen eingestellt werden. Die Versuchspflanzen waren auf der Pappscheibe so angebracht, daß ihre Spitzen in Beziehung auf die Horizontale teils nach oben, teils nach unten sahen, d. h. daß sie mit der Horizontalen einen Winkel α oder $180 - \alpha$ bildeten.

Während der Induktionszeit wurden die Pappscheiben mit den Keimlingen noch durch Überschieben eines Etiolierzylinders vor einseitigem Lichteinfall geschützt.

Die mit dieser Methode erzielten Resultate finden sich in folgender Tabelle.

1. Präsentationszeit.

Tabelle 37. *Vicia Faba*, Keimsprosse. Temperatur 18½ bis 23°.

Ablenkungswinkel 90° = Horizontale.

Dauer der Induktionszeit	8	7 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	61	11
Zahl der gekrümmten Pflanzen	35	5

Präsentationszeit 7½ Min.

Ablenkungswinkel 60°.

Dauer der Induktionszeit	11—12	10	9 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	30	158	107
Zahl der gekrümmten Pflanzen	16	83	39

Präsentationszeit 10 Min.

Ablenkungswinkel 45°.

Dauer der Induktionszeit	12	11	10 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	52	51	24
Zahl der gekrümmten Pflanzen	31	25	12

Präsentationszeit 11½ Min.

Ablenkungswinkel 30°.

Dauer der Induktionszeit	16	14	12 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	71	69	68
Zahl der gekrümmten Pflanzen	57	36	23

Präsentationszeit 14 Min.

Ablenkungswinkel 15°.

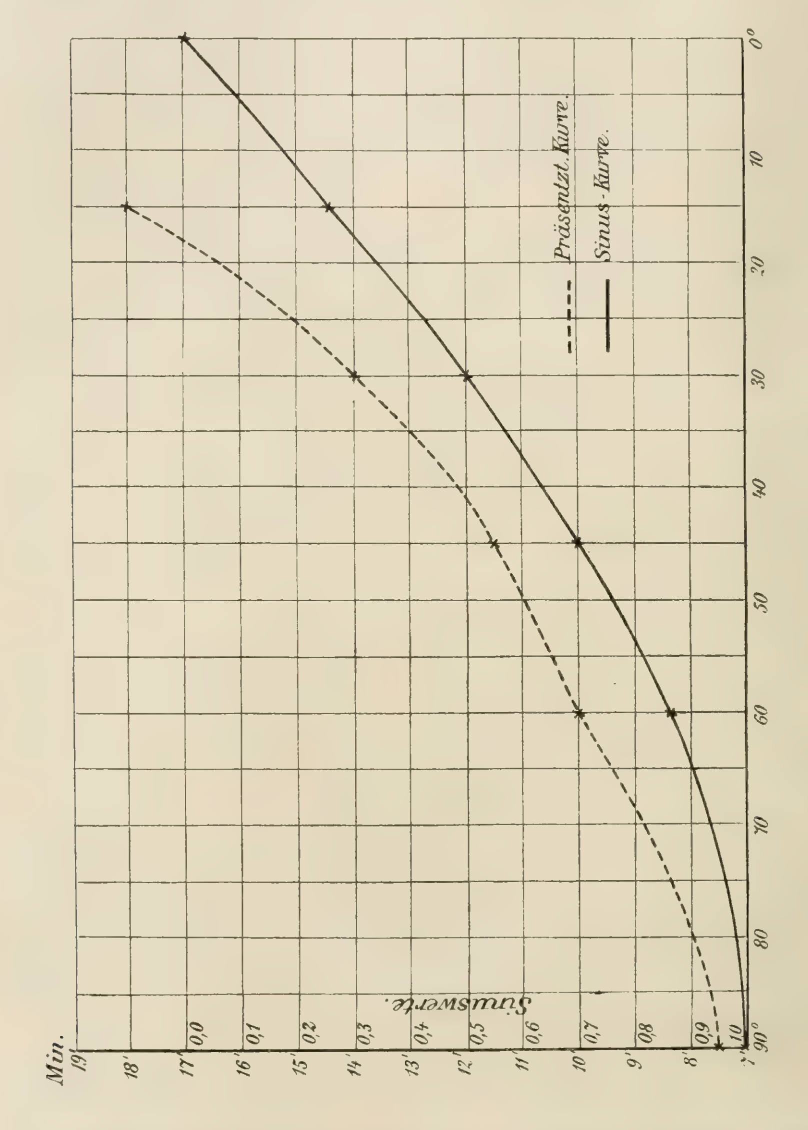
Dauer der Induktionszeit	20	18	16	14 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	85	61	92	53.
Zahl der gekrümmten Pflanzen	54	32	38	20.

Präsentationszeit 18 Min.

Um nun einen Überblick zu gewinnen über das Verhältnis zwischen den gefundenen Präsentationszeiten und dem Bruchteil der Schwerkraft, der in den einzelnen Winkeln in senkrechter Richtung auf die Versuchspflanzen wirkt, seien die gefundenen Präsentationszeiten und ebenso die jeweiligen in senkrechter Richtung zur Achse der Versuchspflanzen wirkenden Teile der Schwerkraft in Form von Kurven dargestellt (S. 92).

Die beiden Kurven verlaufen von 90 bis zu 30°, besonders aber zwischen den Werten 60 und 30°, ziemlich parallel. Zwischen diesen Werten entspricht also die Länge der Präsentationszeit ziemlich genau dem Sinus des Winkels. Von 30° an beginnt die Präsentationszeit rascher zu steigen als die Sinuskurve, d. h. die

Präsentationszeit wird verhältnismäßig viel größer als der Sinuswert des Winkels verlangte, und dieses Mißverhältnis steigert sich sehr rasch, bis die Kurve der Präsentationszeit bei 0° ins Unendliche verläuft.



Ob das von 90 bis 60° etwas raschere Ansteigen der Präsentationszeitkurve den wirklichen Verhältnissen entspricht, ist nicht sicher, auch wenig wahrscheinlich. Die Abweichung dürfte

in der Unmöglichkeit begründet sein, die Präsentationszeit auf $^1/_2$ Minute genau zu bestimmen.

So viel geht aber trotzdem aus der ermittelten Kurve hervor, daß das Verhältnis der Präsentationszeiten bis zu einem Winkel von ca. 30° ziemlich genau demjenigen der Sinus der Ablenkungswinkel entspricht, ein Resultat, das mit dem Fittings auf ganz anderem Wege erreichten gut übereinstimmt. Es ist daher, meiner Ansicht nach, sehr wahrscheinlich, daß in den verschiedenen Winkellagen für die geotropische Wirkung tatsächlich nur die zur Achse der Versuchspflanzen senkrechte Komponente der Schwerkraft in Betracht kommt.

2. Reaktionszeit.

Was die Reaktionszeit für die verschiedenen Winkellagen anbelangt, so sind meine Resultate in folgender Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 38. *Vicia Faba*, Keimsprosse. Temperatur $18^1/_2$ bis 23°.

Ablenkungswinkel aus der Vertikalen	90	60	45	30	15°
Mittel der Reaktionszeiten	97,9	93,3	98,7	93,0	98,0 Min.
Zahl der geprüften Pflanzen	57	70	29	94	111

Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß die Reaktionszeiten für die untersuchten Winkel um einen gewissen Mittelwert herum schwanken und einander alle ziemlich gleich sind. Von 15° an abwärts muß dann die Reaktionszeit sehr rasch wachsen, denn sie erreicht bei 0° ebenso wie die Präsentationszeit den Wert ∞. Doch wurden Versuche, bei denen die Ablenkung weniger als 15° betragen hätte, nicht angestellt.

Während ich noch mit diesen Versuchen beschäftigt war, erschien eine Arbeit Czapeks (1906, S. 145 ff.), worin derselbe, wie auch schon in einer früheren Arbeit (1895, S. 292 ff.), betreffs der Reaktionszeit zu dem ganz ähnlichen Resultat gelangt, daß die Reaktionszeiten zwischen 20 und 160° annähernd gleich groß sind. „Unter und über diesen Grenzen ist die Reaktionszeit beträchtlich größer“ (a. a. O. S. 161).

Ein sehr merkwürdiges Ergebnis erhalten wir, wenn wir die bei den Zentrifugalversuchen erhaltenen Präsentationszeiten mit den bei den Winkelversuchen erhaltenen vergleichen, indem wir die Sinuswerte von g einsetzen, die der Winkelablenkung entsprechen. Wir erhalten da folgendes Bild:

Tabelle 39.

1. Zentrifugalversuche.

Angewandte Zentrifugalkraft	1	0,71	0,6	0,4	0,14 g
Präsentationszeit	8	10	25	30	50 Min.

2. Ablenkungsversuche.

Senkrecht zur Achse der Versuchspflanze einwirkender Teil der Schwerkraft	1	0,87	0,71	0,5	0,26 g
Präsentationszeit	7½	10	11½	14	18 Min.

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß für die Werte 0,7—1 g die Präsentationszeiten in beiden Fällen ziemlich gleich lang sind. Unter 0,7 g etwa steigert sich aber dann mit dem weiteren Abfall der einwirkenden Kraft die Präsentationszeit in den Zentrifugalversuchen sehr viel rascher, als in den Ablenkungsversuchen. Wie ist dieses merkwürdige Resultat zu denken? Meiner Ansicht nach dürfte die Erklärung in folgender Überlegung liegen: Die bei den beiden verschiedenen Versuchsanstellungen in senkrechter Richtung zur Achse der Versuchspflanzen einwirkenden, gleichstarken Kräfte werden von den Versuchspflanzen verschieden empfunden, weil der Reizzustand, in dem sie sich, abgesehen von der Einwirkung der zu untersuchenden Kraft, befinden, in beiden Fällen verschieden ist. In dem einen Fall, nämlich der Winkelablenkung, wirkt geotropisch auf die Versuchspflanze tatsächlich nur der einseitige, durch die Ablenkung aus der Ruhelage gegebene Reiz der Schwerkraft. Anders bei den Zentrifugalversuchen. Auch hier haben wir zwar den durch Zentrifugieren erreichten, nach einer Richtung auf die Pflanzenorgane wirkenden einseitigen Reiz, aber es ist nicht allein dieser Reiz vorhanden. Er kommt hier vielmehr hinzu zu einem Reizzustand, in dem sich der Keimling schon durch die Rotation befindet. Wir müssen uns nämlich vergegenwärtigen, daß auch bei schneller Rotation, wie Fitting (1905, S. 327) zuerst zeigte, die Schwerkraftwirkung im Prinzip nicht ausgeschaltet werden kann, sondern nur in ihrem krümmenden Effekt. Sie ist bei der Rotation um die horizontale Achse nicht überhaupt aufgehoben, sondern wirkt nur allseitig gleichmäßig auf die Versuchspflanzen, so daß durch die allseitigen einander entgegengesetzten gleich starken Reizungen eine Reaktion nicht zustande kommen kann. Zu diesem allseitig gleichmäßigen, durch die Schwerkraft hervorgerufenen Reiz kommt nun bei den Zentrifugalversuchen der durch den zentrifugalen Trägheitswiderstand bewirkte einseitige Reiz hinzu, der zur Reaktion führt. Aus diesen Tatsachen könnte sich das obige Resultat

sehr wohl erklären. Es wird nämlich, die Gültigkeit des Weber-Fechnerschen Gesetzes vorausgesetzt, auf den Organismus an der Zentrifuge, der durch die Rotation schon in einen Reizzustand versetzt wird, ein größerer Reiz derselben Qualität ausgeübt werden müssen, um eine Reaktion auszulösen, als auf den aus der Ruhelage abgelenkten Organismus, der nur dem Reiz der Schwerkraft unterworfsn ist.

Kapitel VI. Einfluß des Schüttelns auf die Reaktions- und Präsentationszeit.

Auf Grund der in Kapitel IV bei den Zentrifugalversuchen erhaltenen Resultate mußten sich mir Zweifel ergeben an der Richtigkeit der von Haberlandt im Interesse der Statolithen-Hypothese ausgeführten Schüttelversuche. Denn die stoßweise Reizung ist, wie schon Noll (1903, S. 134f.) in seinem kritischen Referat über die Schüttelversuche Haberlandts angibt, im Prinzip nicht von der Zentrifugalwirkung verschieden.

A. Literatur.

Haberlandt (1903, S. 447 ff.) bediente sich zu seinen Schüttelversuchen eines Wassermotors, durch den mit Hilfe geeigneter Übertragungen Sprosse und Wurzeln in der Horizontallage rasch geschüttelt werden konnten. Das wichtigste Stück des Haberlandtschen Schüttelapparates ist die Stoßstange, die durch einen exzentrischen Stift der Zentrifugalscheibe mit Hilfe eines Gelenks und einer Geradführung senkrecht auf und abbewegt wird, von unten her auf den Knopf einer ebenfalls in senkrechter Richtung leicht beweglichen Gabel stößt und so die auf der Gabel befestigten Versuchspflanzen rasch zu schütteln, resp. zu stoßen gestattet.

Bei den meisten von Haberlandt untersuchten Objekten genügt nun „ein 5 Minuten langes Schütteln resp. Stoßen in der Horizontallage“, „um nachträglich am Klinostaten sehr ausgiebige geotropische Krümmungen zu erzielen“, während die normalen Präsentationszeiten nach Haberlandt im allgemeinen viel länger sind. Die speziellen Angaben Haberlandts werden erst bei der Besprechung meiner eigenen Versuche Berücksichtigung finden.

Neben dieser Verkürzung der Präsentationszeit beobachtete Haberlandt auch eine Verkürzung der Reaktionszeit bei geschüttelten gegenüber ungeschüttelten, dauernd horizontal gelegten Kontrollpflanzen.

Ähnliche Versuche wie von Haberlandt wurden dann auch noch von Darwin (1903, S. 365 ff.) angestellt:

Als Kriterium benutzte Darwin die Stärke der nach gleicher Zeit erreichten Krümmung. Er gibt als Verhältnis der Summe der Winkelgrade bei den ungeschüttelten zu der bei den geschüttelten Versuchspflanzen (Keimlinge von *Sorghum*, *Setaria*, *Panicum*) 100 : 143,8 an, also ebenfalls einen Ausschlag zugunsten der geschüttelten Pflanzen. Sein Schüttelapparat bestand aus einer auf elektrischem Wege in Schwingung versetzten Stimmgabel.

Dann gehört noch hierher eine zweite Arbeit Haberlandts (1906, S. 344 ff.), in der seine ersten Resultate bestätigt werden, und außerdem noch gezeigt wird, daß ein Schütteln der Versuchspflanzen in ihrer Ruhelage keinen Unterschied in der Länge der geotropischen Reaktionszeit bewirkt.

B. Methodisches.

Der Apparat, den ich zu meinen Versuchen verwandte (s. Fig. S. 97) war nach einem ähnlichen Prinzip, wie der Haberlandts, von dem Universitätsmechaniker Albrecht in Tübingen konstruiert.

Als treibende Kraft diente mir ebenso wie Haberlandt eine Wasserturbine, auf deren Achse eine kleine Scheibe angebracht war.

Auf dieser Scheibe *A* ließ sich in einem Scharnier ein feststellbarer Bolzen *B* verschieben und so eine beliebige Entfernung desselben vom Mittelpunkt der Scheibe, d. h. der Drehachse der Turbine, erreichen. Mit Hilfe eines kleinen, an dem Bolzen angebrachten Zeigers und einer Skala auf der Scheibe konnte der Bolzen ganz genau und nach Belieben exzentrisch festgestellt werden. Mit dem letzteren war ein um ihn drehbarer Metallarm *C* verbunden, der durch eine knieförmige Übertragung *D* die rotierende Bewegung in eine geradlinige verwandelte.

Das knieförmige Stück verschob eine Hülse *E* über einen Metallstab *F*, wodurch eine genau senkrechte Bewegung nach oben und unten gesichert war. Durch verschiedene Stellung des Bolzens auf der Skala der Scheibe konnte ich eine Bewegungsamplitude der Stoßstange zwischen 0—50 mm erreichen. Auf die Stoßstange wurde nun ein Aufsatzstück geschraubt, das zur Aufnahme zylindrischer, zu dem Zwecke besonders angefertigter Töpfe mit den Versuchspflanzen diente. Diese Töpfe, durch drei senkrechte Eisenstangen G, G_1 (die dritte ist in der Figur nicht gezeichnet) mit Hilfe von drei Schrauben festgehalten, konnten sich

während des Schüttelns nicht bewegen. Durch Einschaltung eines knieförmigen Stücks war es möglich, sie in der Horizontallage zu schütteln. Außerdem konnte der ganze Apparat so umgeschraubt werden, daß die Bewegungen der Stoßstange nicht senkrecht nach oben und unten, sondern in horizontaler Ebene hin und her gingen.

Wurde nun die Turbine in Gang gesetzt, so machte die Stoßstange mit den darauf horizontal befestigten Versuchspflanzen einfache Schwingungen; die Versuchspflanzen wurden ohne Stöße geschüttelt. Versuche dieser Art finden sich im folgenden aufgeführt.

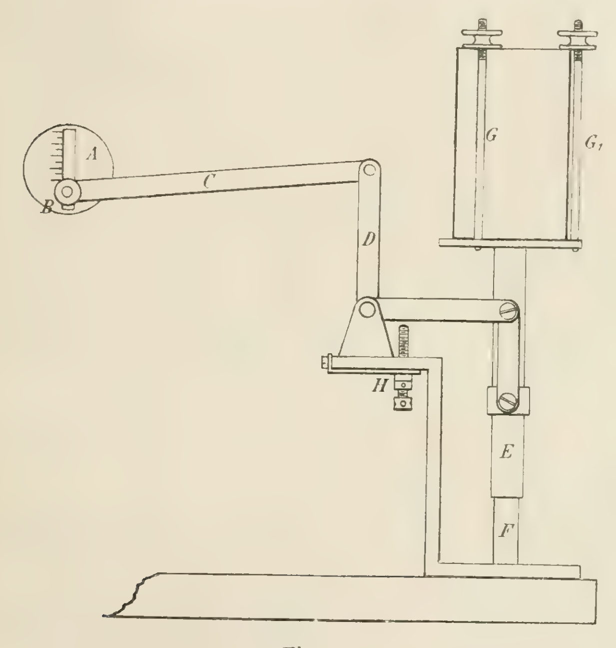


Fig. 1.

In anderen Versuchen wurde mit Stößen geschüttelt. Diese wurden so erzeugt, daß das knieförmige Stück *D* bei seiner Bewegung nach unten jedesmal auf die Spindel einer federnden, höher oder nieder feststellbaren Schraube *H* aufstieß. Durch verschieden straffes Anspannen der Feder, sowie durch verschieden hohe Einstellung der Schraube ließ sich die Stärke der Stöße regulieren.

Als Versuchsmaterial verwendete ich: abgeschnittene Blütensprosse von *Capsella*, *Sisymbrium officinale*, *Plantago lanceolata*; Keimpflanzen von *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus*, *Panicum*

sanguinale, Setaria alopecuroides: Wurzeln von *Vicia Faba, Phaseolus multiflorus.*

Zu den Versuchen mit *Capsella* dienten mir junge Blütensprosse mit nur wenigen oder noch gar keinen Früchten und zwar sowohl Haupt- als Seitenachsen, die betreffs der geotropischen Reaktion durchaus keine Unterschiede aufwiesen. Die Versuchspflanzen wurden — gleiches gilt für *Sisymbrium* und *Plantago* —, nach Anbringung einer neuen Schnittfläche, mittels Watte in mit Wasser gefüllten Reagensröhrchen befestigt, mit einem Wasserzerstäuber tüchtig besprengt und dann in den Dunkelschrank gesetzt.

Nach einer bis mehreren Stunden, nachdem etwaige phototropische oder geotropische Reizungen sich ausgeglichen haben mochten, wurden die Pflanzen zu den Versuchen benutzt. Leichte Krümmungen, die sich nicht ausglichen, wurden in der Weise unschädlich gemacht, daß die Krümmungsebene bei den Versuchen senkrecht zur Wirkung der Schwerkraft orientiert wurde. Die Reagensgläschen, in denen sich die Versuchspflanzen befanden, waren am oberen Ende mit einem Stückchen Gummischlauch überzogen, das dazu diente, sie in etwas weiteren Reagensgläsern, in die sie bei den Versuchen eingeschoben wurden, zu befestigen. Dies hatte den Zweck, einmal die Pflanzen in feuchter Atmosphäre zu halten und dann mechanische Schwingungen und Verbiegungen der Sprosse während des Schüttelns unmöglich zu machen. Diese weiteren Reagensröhren waren in wagrechter Stellung auf der Stoßstange des Schüttelapparats befestigt.

Das Schütteln fand bei den ersten Versuchen, die Verkürzung der Reaktionszeit betreffend, in diffusem Licht statt, bei den weiteren Versuchen wurde der Apparat jedoch, um etwaige Einflüsse ungleichmäßiger Beleuchtung auszuschalten, durch Überhängen eines schwarzen Tuchs verdunkelt.

Nachdem die Versuchspflanzen die gewünschte Zeit geschüttelt worden waren, kamen sie aus den weiteren Reagensröhren in derselben Lage in den dunklen, feuchten Raum eines Zinkkastens oder zur Ermittlung der Präsentationszeit in das Dunkelzimmer an den Klinostaten.

Zu gleicher Zeit mit dem Beginn des Schüttelns oder wenige Minuten später, so schnell es die Versuchsbedingungen erlaubten, wurde immer etwa die gleiche Zahl ebenso in Reagensröhrchen eingelassener Kontrollpflanzen im Dunkeln dauernd horizontal gelegt oder an den Klinostaten gesetzt.

Eintritt und Verlauf der Krümmung wurden in der kritischen Zeit immer von 10 zu 10 Minuten, in manchen Fällen auch von 5 zu 5 Minuten kontrolliert.

Bei den Versuchen mit Keimpflanzen waren in den Fällen, in denen sie mitsamt den Töpfen geschüttelt wurden, keine weiteren Vorbereitungen nötig, als die Anbringung eines Gipsringes, der das Herausfallen der Erde verhinderte.

Die Versuchsanordnung bei den Versuchen mit aus den Töpfen gehobenen Keimlingen und mit Wurzeln wird später an geeigneter Stelle beschrieben werden.

Zum Schluß dieses methodischen Teils ist noch hervorzuheben, daß die Versuche alle bei Zimmertemperatur ausgeführt wurden.

Geschüttelt und gestoßen wurden die Versuchsobjekte stets nur in der Horizontallage.

C. Versuche.

Nach meinen in den vorhergehenden Abschnitten mitgeteilten Versuchen war von vornherein zu erwarten, daß die Prüfung der Reaktionszeit keine Aufschlüsse über die Beeinflussung der Erregung durch Schütteln geben würde, sondern nur eventuell die der Präsentationszeit. Dies haben denn meine Untersuchungen auch bestätigt.

1. Untersuchungen über die Beeinflussung der Reaktionszeit durch Schütteln.

a) Versuche mit dem S. 96 und 97 beschriebenen Schüttelapparat.

α) Schütteln ohne Stöße.

An erster Stelle seien die Versuche erwähnt, bei denen die Versuchspflanzen verschiedene Zeit lang einem einfachen Schütteln ausgesetzt waren. Die Resultate finden sich in folgender Tabelle.

Tabelle 40. *Capsella*, Blütensprosse.

Amplitude der Schwingung mm	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Ungeschüttelten Min.
2	5	35 (5)	34 (5)
10	10	48 (3)	47 (3)
15	20	41 (4)	38 (4)
		Mittel 40 (12)	38 (12)

Das in der letzten Zeile angegebene Mittel bezeichnet den Mittelwert der Reaktionszeit aller untersuchten Pflanzen zusammen. Die in Klammern hinter den Reaktionszeiten stehenden Zahlen bezeichnen die Zahl der geprüften Pflanzen. Dies gilt auch für alle folgenden Tabellen.

Die Zahl der Schwingungen, resp. in den späteren Versuchen der Stöße beträgt, wenn nichts Besonderes angegeben, ca. 4—8 pro Sekunde.

Tabelle 41. *Vicia Faba*, Keimsprosse.

Amplitude	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.
klein	10	77 (2)	67 (2)
$1^1/_2$ mm	10	63 (2)	69 (2)
		Mittel 70 (4)	68 (4)

Wie aus der Tabelle ersichtlich, ergab diese Art des Schüttelns keine Resultate zugunsten der geschüttelten Pflanzen, was auch nicht weiter merkwürdig ist, da ja bei dieser Art des Schüttelns ohne Stöße die lebendige Kraft der Bewegung nach unten und oben ganz gleich stark und entgegengesetzt wirkt.

β) Schütteln mit Stößen.

Tabelle 42. *Capsella*, Blütensprosse.

Amplitude mm	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.
$^1/_2$	5	39 (3)	41 (3)
2	5	51 (3)	47 (3)
2	10	52 (3)	47 (3)
2	20	39 (4)	43 (4)
10	10	41 (3)	38 (3)
15	5	42 (3)	47 (3)
15	6	37 (4)	36 (5)
15	10	52 (3)	58 (3)
15	20	31 (2)	48 (1)
15	20	31 (2)	34 (3)
15	20	40 (3)	40 (3)
15	20	36 (3)	38 (3)
		Mittel 41 (36)	42 (37)

Tabelle 43. *Vicia Faba*, Keimsprosse in Töpfen.

Amplitude mm	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.
$1^1/_2$	10	71 (4)	76 (2)
$1^1/_2$	10	63 (2)	70 (2)
$1^1/_2$	5	60 (4)	57 (3)
$1^1/_2$	10	59 (2)	59 (3)
3	20	45 (3)	49 (3)
5	10	65 (2)	67 (3)
10	10	73 (2)	69 (2)
15	5	44 (3)	43 (2)
15	20	50 (2)	52 (3)
15	10	37 (4)	48 (5)
15	20	53 (3)	42 (4)
15	20	39 (3)	46 (4)
3	20	45 (3)	49 (3)
		Mittel 53,3 (37)	54 (39)

Tabelle 44. *Sisymbrium officinale*, Blütensprosse.

1	5	46 (2)	34 (2)
$1^1/_2$	20	45 (4)	31 (4)
3	5	32 (5)	41 (4)
3	20	42 (5)	39 (5)
3	20	55 (5)	51 (5)
15	10	39 (5)	43 (5)
15	20	53 (5)	56 (4)
		Mittel 44 (25)	46 (23)

Tabelle 45. *Phaseolus multiflorus*, Keimsprosse.

3	5	41 (3)	48 (3)
3	20	36 (3)	33 (2)
15	5	41 (3)	41 (3)
15	5	37 (4)	54 (3)
20	5	28 (3)	41 (2)
15	10	56 (2)	56 (2)
15	20	57 (3)	46 (2)
		Mittel 41 (21)	46 (17)

Die in Tabelle 45 bei zwei Versuchen erzielten Ergebnisse zugunsten der geschüttelten Pflanzen können die Beweiskraft der fünf anderen Versuche dafür, daß das Schütteln ohne Einfluß ist, nicht aufheben, zumal auch in Anbetracht des letzten Versuchs, in dem eine starke Differenz zugunsten der ungeschüttelten Pflanzen hervor-

tritt. Diese großen Differenzen stehen hier wahrscheinlich in Zusammenhang mit dem für derartige Versuche sehr ungünstigen Material von *Phaseolus*-Keimlingen, die ihr in jüngeren Stadien hakenförmig eingekrümmtes Ende meist erst gerade strecken, wenn das erste epikotyle Glied sein Wachstum beinahe vollendet hat. Dieser letztere Umstand, nämlich daß das erste epikotyle Glied ein begrenztes Wachstum hat, so daß man nicht weiß, in welcher Periode des Wachstums es sich bei Anstellung des Versuchs gerade befindet, und die damit zusammenhängende Unmöglichkeit eines richtigen Vergleichs verschiedener Versuchspflanzen bewog mich, die Versuche mit diesem Material nicht weiter fortzuführen, es auch sonst in meinen Versuchen möglichst wenig zu benutzen.

Außerdem könnte bei den beiden obigen Versuchen auch noch störend der Umstand gewirkt haben, daß die Versuchspflanzen während des Schüttelns bei den großen Amplituden ziemlich starke Schwingungen machten. Diese Schwingungen wurden bei den abgeschnittenen Sprossen, wie im methodischen Teil beschrieben, verhindert, ebenso bei den in Töpfen befindlichen längeren Keimlingen von *Vicia Faba* durch übergeschobene und auf den Topf aufgegipste Glasröhrchen.

Auch aus den Tabellen 42—45 geht also wieder einheitlich das Resultat hervor, daß auch bei Anwendung von sehr schwachen bis sehr starken Stößen weder in der Reaktionszeit noch auch in der Stärke der Krümmung, soweit darauf geachtet wurde, ein irgendwie deutlicher Unterschied zugunsten der geschüttelten Pflanzen zu bemerken war.

Die Stärke der Krümmung habe ich nie in Graden angegeben, da die Messung der Krümmungen sehr schwer ist und dem subjektiven Empfinden des Beobachters den freiesten Spielraum läßt. Ich verglich vielmehr geschüttelte und ungeschüttelte Pflanzen, indem ich sie hintereinander hielt, wobei sich leicht entscheiden ließ, ob die Krümmung in beiden Fällen zusammenfiel, d. h. gleich stark war oder nicht.

b) Versuche mit anderen Schüttelmethoden.

Nachdem auch diese Versuche nicht zu denselben Ergebnissen geführt hatten, wie sie Haberlandt angibt, konstruierte ich mir einen Apparat ähnlich dem von Haberlandt, S. 495 und 496 seiner Arbeit (1903), beschriebenen Pendelapparat, der es ermöglichte, sehr wenige und sanfte Stöße von unten auf die Sprosse auszuüben. Im Durchschnitt kamen 75 Stöße pro Minute zur Anwendung.

Der Apparat bestand aus einem Taktmesser, der durch ein an einem Flaschenzug aufgehängtes Gewicht in Bewegung gehalten wurde. Er lief gerade eine Stunde, also lange genug, um in der kritischen Zeit Eintritt und Verlauf der Krümmung beobachten zu können. Das Pendel schlug bei jeder zweiten Schwingung mittels eines Tasters aus Glas gegen einen zweiarmigen Metallhebel, dessen Drehpunkt so gewählt war, daß das auf die Versuchspflanzen stoßende Ende jedesmal nach dem Stoß in seine Ruhelage zurückkehrte. Durch eine am andern Arm angebrachte Schraube konnte die Bewegungsamplitude des Hebels und damit die Stärke der Stöße modifiziert werden. An dem den Stoß versetzenden Arm des Hebels war horizontal eine dünne Glasröhre angebracht, so daß durch deren Hebung beim jedesmaligen Aufstoßen des Pendels auf den Hebel eine ganze Reihe horizontal gelegter Versuchspflanzen zugleich einen leichten Stoß von unten bekam.

Die Versuchspflanzen waren in der oben beschriebenen Weise in Glasröhrchen befestigt, die mit Wasser gefüllt waren. Der ganze Apparat befand sich während der Versuche unter einem Dunkelkasten.

Die Stöße wurden, abgesehen von einem Versuch, auf den unteren, nicht mehr wachstumsfähigen Teil des Stengels ausgeübt.

Die Versuchspflanzen wurden die ganze Reaktionszeit über gestoßen. Die Resultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 46. *Capsella,* Blütensprosse.

	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.
	38 (3)	30 (3)
	41 (4)	34 (4)
	42 (3)	40 (4)
	52 (4)	47 (4)
	50 (4)	46 (4)
	50 (4)	48 (4)
Mittel	46 (22)	42 (23)

Tabelle 47. *Sisymbrium officinale,* Blütensprosse.

	42 (3)	32 (3)
	40 (4)	46 (4)
	27 (4)	34 (4)
	37 (4)	32 (4)
	35 (2)	31 (4)
	39 (4)	36 (4)
Mittel	36 (21)	35 (23)

In dem mit § bezeichneten Versuch wurden die Versuchspflanzen so gestoßen, daß die Stöße den vorderen, noch wachstumsfähigen Teil des Sprosses trafen. Dabei ist zu bemerken, daß eins der geschüttelten Objekte sich durch Aufwärtskrümmung bald von der stoßenden Glasröhre entfernte und nun nicht weiter gestoßen wurde.

Wie aus den Tabellen ersichtlich, erhielt ich auch bei dieser Versuchsanstellung kein Resultat zugunsten einer Verkürzung der Reaktionszeit bei den gestoßenen Versuchspflanzen. —

Um nun dem Vorwurf zu entgehen, mein S. 96 und 97 beschriebener Schüttelapparat sei in seiner Wirkungsweise vielleicht von dem Haberlandtschen verschieden gewesen, konstruierte ich ein Zusatzstück, mit dem zusammen mein Apparat genau dem von Haberlandt benutzten entsprach.

Der Stempel der Stoßstange stieß durch die runde Öffnung eines Tisches auf einen durch drei Eisenstangen in ihm ohne Reibung senkrecht nach oben und unten beweglichen Aufsatz, der in seiner Mitte einen Stab trug, an dem die für die Befestigung der Versuchspflanzen nötigen Teile angebracht waren. Das obere Ende des Stabs war von einer metallenen Hülse umgeben, in der der Stab sich nur in senkrechter Richtung auf- und abwärts bewegen konnte, so daß auf diese Weise und außerdem noch durch die drei oben erwähnten Eisenstangen des Aufsatzes die Geradführung des ganzen Aufsatzstückes gesichert war.

Bei jeder Umdrehung der Turbine wurde das Aufsatzstück mit den Versuchspflanzen in die Höhe gestoßen und fiel dann durch sein eigenes Gewicht wieder auf den Tisch zurück, in dem es sich bewegte.

Die Versuchspflanzen befanden sich bei den mit diesem Apparat angestellten Versuchen nicht in den Töpfen, in denen sie gezogen worden waren; sie waren vielmehr in derselben Weise zu den Versuchen vorbereitet, wie es schon bei den Versuchen S. 68 beschrieben worden ist. Um Schwingungen und mechanische Verbiegungen während des Schüttelns zu verhindern, waren die Versuchspflanzen von *Vicia Faba* auf einem Brettchen so befestigt, daß sie mit der beim Schütteln nach unten gerichteten Seite einem festen Widerlager aus Kork anlagen. Das ganze Brettchen mitsamt den Versuchspflanzen wurde auf den Schüttelapparat gesetzt.

Nach einigen Versuchen mit Keimsprossen von *Vicia Faba* in diffusem Licht zog ich es auch hier vor, die Versuchspflanzen während des Schüttelns zu verdunkeln. Die Resultate sind in folgenden Tabellen zusammengestellt.

Tabelle 48. *Sisymbrium officinale*, Blütensprosse.

Amplitude mm	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.
1	5	46 (2)	34 (2)
1½	20	36 (3)	31 (4)
6	10	33 (4)	48 (4)
6	10	40 (2)	39 (3)
6	20	47 (3)	48 (3)
6	20	51 (4)	46 (3)
		Mittel 42 (18)	41 (19)

Tabelle 49. *Vicia Faba*, Keimsprosse.

Amplitude mm	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.
1	10	53 (4)	61 (4)
4	5	54 (3)	60 (4)
über 3	5	60 (7)	56 (8)
2½	5	54 (6)	57 (7)
unter 1	10	81 (8)	82 (8)
0,5	10	65 (7)	64 (7)
2½	11	65 (6)	67 (6)
über 1½	15	55 (7)	60 (7)
3	20	87 (6)	77 (7)
?	20	80 (5)	80 (4)
3	20	67 (7)	83 (7)
2½	20	82 (6)	86 (6)
0,5	20	64 (6)	66 (6)
unter 1	20	67 (9)	72 (8)
		Mittel 67 (87)	69 (89)

Also auch hier wieder dasselbe Resultat wie in allen bisherigen Versuchen.

Mit demselben Apparat wurden auch noch Versuche über das Verhalten der Wurzeln beim Schütteln angestellt. Die Wurzeln (von *Vicia Faba* und *Phaseolus*), in Sägespänen kultiviert, wurden zum Gebrauch vorsichtig aus dem Keimbett herausgezogen, mit Wasser abgewaschen und der Reihe nach in senkrechter Lage an mit Kork überzogene Leisten gesteckt, so daß sie zum größten Teil in ein unter den Leisten stehendes Gefäß mit Wasser tauchten.

Waren zwei Leisten so mit Wurzeln besteckt, so kam die eine nach Drehung um 90°, so daß nunmehr die Wurzeln also genau horizontal standen, in den feuchten, dunklen Raum eines Zinkkastens. Die andere wurde in ein mit feuchtem Filtrierpapier ausgeschlagenes Holzkästchen geschoben und zwar ebenfalls so, daß die Wurzeln horizontal lagen. Das Kästchen war am Schüttelapparat angebracht. Das Schütteln konnte nun sofort beginnen.

Nach dem Schütteln kamen die Wurzeln zu den Kontrollwurzeln in den Zinkkasten und wurden ebenso wie diese während der Reaktionszeit öfters mit dem Wasserzerstäuber besprengt. Eine Vorkehrung, Schwingungen oder Verbiegungen der Wurzeln beim Schütteln auszuschließen, wurde hier nicht angebracht, da einerseits die benutzten Wurzeln bei der geringen Länge, die sie hatten, noch vollständig steif waren, anderseits bei einer gegen derartige Schwingungen durch ein festes Widerlager getroffenen Vorkehrung die Gefahr thigmotropischer oder traumatropischer Reizungen sehr groß gewesen wäre.

Die mit den Wurzeln von *Vicia Faba* erhaltenen Resultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Tabelle 50. *Vicia Faba*, Keimwurzeln.

Amplitude (Zahl der Stöße pro Sekunde) mm	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.
0,2—0,3 (8—9)	5	65 (4)	60 (3)
unter 0,5 (5—6)	5	76 (5)	71 (6)
„ 0,5 (5—6)	10	63 (5)	66 (4)
„ 0,5 (4—5)	3	80 (6)	69 (6)
0,5 (4)	5	68 (3)	75 (3)
0,5 (3—4)	10	66 (3)	62 (3)
$1^1/_2$ (4)	5	72 (4)	75 (6)
über 2 (7)	7	74 (4)	84 (4)
„ 2 (9)	15	84 (2)	65 (4)
$2^3/_4$ (7)	20	93 (4)	74 (4)
3 (4)	10	67 (4)	79 (5)
3 (3—4)	5	61 (5)	63 (5)
3 (5—6)	20	64 (10)	64 (8)
		Mittel 70,8 (59)	70,0 (61)

Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist auch hier das allgemeine Ergebnis, daß das Schütteln keinen Einfluß auf die Reaktionszeit

hat, bestätigt. Doch kommen hier sowohl bei den geschüttelten, als bei den ungeschüttelten Wurzeln größere Verschiedenheiten vor, die sich aber bei einer größeren Zahl von Versuchen immer derart ausgleichen, daß trotzdem das angegebene Resultat herauskommt. Diese größeren Verschiedenheiten beruhen wohl darauf, daß die Wurzeln eben gegen alle möglichen störenden Einflüsse viel empfindlicher sind als die bei den Versuchen in ihrem natürlichen Medium beobachteten Sprosse.

Ebensowenig aber, wie sich eine Verkürzung der Reaktionszeit bei den geschüttelten Wurzeln von *Vicia Faba* konstatieren läßt, ebensowenig kann man auch auf Grund der angeführten Versuche behaupten, daß durch zu starkes Schütteln infolge einer Shockwirkung eine Verlängerung der Reaktionszeit hervorgerufen werde, während nach Haberlandt (1903, S. 493) zu rasches Schütteln resp. Stoßen einen schädigenden Einfluß auf die geotropische Sensibilität auszuüben scheint. Spezielle Angaben darüber finden sich in Haberlandts (1906, S. 349) zweiter Arbeit, wo gesagt wird: „Wenn das Schütteln nur 5—10 Minuten lang dauerte, die Anzahl der Stöße bloß 5 per Sekunde, und die Stoßhöhe nur Bruchteile eines Millimeters betrug (0,2—0,3 mm), dann trat die geotropische Krümmung der in horizontaler Stellung geschüttelten Wurzeln fast immer bedeutend früher ein, als die der vertikal und der nicht geschüttelten Wurzeln".

In einer Richtung konnte ich jedoch diese Angaben Haberlandts bestätigen, nämlich insofern sich bei meinen Versuchen mit Wurzeln von *Phaseolus* bei Überschreiten der von Haberlandt angegebenen Grenzen eine Verlängerung der Reaktionszeit der geschüttelten Wurzeln gegenüber der der ungeschüttelten Kontrollwurzeln beobachten ließ. Die Resultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Tabelle 51. *Phaseolus multiflorus*, Keimwurzeln.

Amplitude (Zahl der Stöße pro Sekunde) mm	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.		Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.	
0,3 (8—9)	5	78	(6)	81	(5)
0,3 (5)	10	58	(4)	69	(5)
unter 0,5 (4)	3	73	(7)	75	(5)
0,5 (4)	5	54	(3)	54	(3)
0,5 (4—5)	7	74	(5)	83	(4)
0,5 (4—5)	10	69	(4)	59	(3)
	Mittel	69,6	(29)	71,8	(25)

Fortsetzung der Tabelle 51.

Amplitude (Zahl der Stöße pro Sekunde) mm	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.
$1\frac{1}{2}$ (4—5)	5	88 (5)	69 (5)
über 2 (7)	15	78 (5)	65 (6)
„ 2 (4)	5	62 (6)	73 (6)
$2\frac{3}{4}$ (6—7)	15	93 (5)	87 (5)
„ 3 (6—7)	20	132 (4)	90 (4)
3 (6)	15	111 (6)	64 (6)
3 (6—7)	20	100 (6)	61 (7)
		Mittel 93,6 (37)	71,3 (39)

In der ersten Hälfte der Tabelle sind diejenigen Versuche aufgeführt, in denen das Schütteln die von Haberlandt angegebenen Grenzen nicht überschritt. Sie ergaben also wieder dasselbe bisher immer festgestellte Ergebnis der Bedeutungslosigkeit des Schüttelns.

In der zweiten Hälfte der Tabelle finden sich Versuche mit Überschreitung der von Haberlandt angegebenen Grenzen und hier konnte also, in Übereinstimmung mit dem genannten Forscher, ein schädigender Einfluß des zu starken Schüttelns konstatiert werden.

2. Untersuchungen über die Beeinflussung der Präsentationszeit durch Schütteln.

Zur Untersuchung der Präsentationszeit wurden die Versuchspflanzen, nachdem sie die gewünschte Zeit geschüttelt, resp. ruhig horizontal exponiert worden waren, am Klinostaten gedreht und zwar meist im Dunkeln, die Wurzeln in diffusem Licht. Bei den Wurzeln war weiter noch eine Vorkehrung nötig, um sie während der Drehung in dampfgesättigtem Raum zu halten. Dies wurde so erreicht, daß sie sich auf der schon S. 81 beschriebenen Scheibe des Zentrifugalapparates unter dem Glasbehälter befanden. Die Scheibe mit den Wurzeln konnte auf die Klinostatenachse aufgesetzt werden.

a) Versuche mit Objekten, die auch von Haberlandt benutzt wurden.

Tabelle 52. *Capsella,* Blütensprosse.
(Versuche mit meinem Schüttelapparat.)

Stoßhöhe 2—15 mm. Zahl der Stöße pro Sekunde 6—10.

Dauer der Induktionszeit	20	15	5	4	3	2	1½ Min.
Zahl der geprüften geschüttelten (Kontroll-)	8	9	44	5	15	4	
Pflanzen	(12)	(10)	(46)	(6)	(28)	(30)	(5)
Zahl d. gekrümmten geschüttelt. (Kontroll-)	8	9	41	5	13	4	
Pflanzen	(12)	(10)	(36)	(4)	(22)	(21)	(2)

Präsentationszeit der geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen: unter 3 Min.

Aus der Tabelle geht unzweideutig hervor, daß sowohl für geschüttelte als für ungeschüttelte Objekte die Präsentationszeit unter 3 Minuten liegt.

Die Pflanzen wurden hier, wie auch in allen folgenden Versuchen, immer während der ganzen Induktionszeit geschüttelt.

Unterhalb 3 Minuten wurde nur noch mit ungeschüttelten Exemplaren eine größere Reihe von Versuchen angestellt, da es bei dieser kurzen Zeit seine Schwierigkeiten hatte, mit den geschüttelten Pflanzen alle nötigen Manipulationen auszuführen.

Haberlandt gibt als Präsentationszeit der geschüttelten Sprosse den gleichen Wert wie ich an, nämlich 3 Minuten, dagegen beträgt nach ihm die normale Präsentationszeit 25 Minuten, während aus meinen Versuchen unzweideutig ein viel kleinerer Wert folgt, ein Wert, der jedenfalls nicht größer ist, als der für die geschüttelten Pflanzen festgestellte.

Tabelle 53. *Plantago lanceolata,* Blütensprosse.
(Versuche mit meinem Schüttelapparat.)

Stoßhöhe 3 und 15 mm, Stöße schnell und stark.

Dauer der Induktionszeit	4	3 Min.
Zahl der geprüften geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen	22 (28)	29 (37)
Zahl der gekrümmten geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen	16 (17)	23 (27)

Präsentationszeit der geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen: 3 Min.

Die von Haberlandt angegebene Präsentationszeit von 3 Minuten für die geschüttelten Pflanzen harmoniert also wieder mit meinen Resultaten, dagegen ist die von ihm angegebene normale Präsentationszeit von 15 Minuten viel höher als die von mir gefundene.

Tabelle 54. *Vicia Faba,* Keimwurzeln.
(Versuche mit dem Haberlandtschen Schüttelapparat.)

Stoßhöhe 0,25 bis über 3 mm. Zahl der Stöße pro Sek. 4—10.

Dauer der Induktionszeit	10	7	6	5 Min.
Zahl der geprüften geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen	7 (7)	22 17)	75 (75)	43 (45)
Zahl der gekrümmten geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen	5 (6)	11 (15)	39 (40)	19 (20)

Präsentationszeit der geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen: 6 Min.

Tabelle 55. *Phaseolus multiflorus,* Keimwurzeln.
(Versuche mit dem Haberlandtschen Schüttelapparat.)

Stoßhöhe unter 0,5 bis 3 mm. Zahl der Stöße pro Sek. 4—8.

	Stoßhöhe unter 1 mm		Stoßh. 1 mm u. darüber
Dauer der Induktionszeit	8	7	8 Min.
Zahl der geprüften geschütt. (Kontroll-) Pflanzen	41 (79)	45 (45)	32
Zahl der gekrümmt. geschütt. (Kontroll-) Pflanzen	21 (57)	19 (22)	12

Aus den Tabellen geht wieder klar hervor, daß die Präsentationszeit für geschüttelte und ungeschüttelte Wurzeln von *Vicia Faba* und *Phaseolus* gleich ist, nämlich 6 resp. 7—8 Minuten. Außerdem ist ein schädigender Einfluß zu starken Schüttelns bei *Vicia Faba* nicht zu beobachten, während derselbe, wie bei der Untersuchung der Reaktionszeit, bei Keimwurzeln von *Phaseolus* hervortritt, indem zu stark geschüttelte Wurzeln bei 8 Minuten die Präsentationszeit noch nicht erreicht haben, während die weniger stark geschüttelten bei derselben Reizungsdauer in mehr als der Hälfte der Exemplare eine Krümmung aufweisen. Übrigens scheint bei *Phaseolus*-Wurzeln, wie aus der Tabelle hervorgeht, auch schon ein Schütteln mit einer Stoßhöhe unter 1 mm einen hemmenden Einfluß auszuüben.

Haberlandt exponierte die Wurzeln von *Vicia Faba* und *Phaseolus* 7 und 5 Minuten und erhielt in den meisten Fällen noch Krümmungen. Die von mir gefundenen Präsentationszeiten von 6 resp. 7—8 Minuten kommen diesen Werten ziemlich nahe, nur fand ich auch hier wieder die Präsentationszeit für geschüttelte und ungeschüttelte Wurzeln gleich groß. Haberlandt scheint mit den Wurzeln dieser beiden Pflanzen selbst gar keine Versuche über die normale Präsentationszeit angestellt zu haben, wenigstens gibt er für *Vicia Faba* als Vergleich nur die von Czapek aufgestellte Präsentationszeit von 50 Minuten an.

b) Versuche mit Objekten, die von Haberlandt nicht benutzt wurden.

Tabelle 56. *Vicia Faba,* Keimsprosse im Topf. (Versuche mit meinem Schüttelapparat.)

Stoßhöhe 3—40 mm, Stöße sehr schnell.

Dauer der Induktionszeit	7	6	5 Min.
Zahl der geprüften geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen	4 (4)	23 (23)	7 (7)
Zahl der gekrümmten geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen	4 (4)	18 (17)	5 (5)

Präsentationszeit der geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen: unter 5 Min.

Tabelle 57. *Vicia Faba,* Keimsprosse, abgeschnitten. (Versuche mit dem Haberlandtschen Schüttelapparat.)

Stoßhöhe unter 0,5 bis $3^1/_2$ mm, Zahl der Stöße pro Sek. 4—9.

Dauer der Induktionszeit	12	10	9	8	7 Min.
Zahl der geprüften geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen .	6 (7)	21 (19)	13 (13)	33 (31)	14 (14)
Zahl der gekrümmten geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen	6 (7)	14 (11)	11 (12)	21 (19)	5 (11)

Präsentationszeit der geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen: 7—8 Min.

Wie aus den Versuchstabellen hervorgeht, gilt auch hier der Satz, daß die Präsentationszeit für geschüttelte und ungeschüttelte Versuchspflanzen gleich groß ist.

Daß die in den Töpfen geprüften Versuchspflanzen eine ziemlich kleinere Präsentationszeit aufweisen als die abgeschnittenen, hängt wohl damit zusammen, daß die letzteren in der kühleren Jahreszeit im geheizten Zimmer, die ersteren im Juli im ungeheizten Raum zur Verwendung kamen. —

Endlich stellte ich auch noch einige Versuche mit *Setaria* und *Panicum* an, um auch einige der von Darwin untersuchten Pflanzen zu prüfen.

Hatten die Keimpflanzen eine genügende Länge (1—4 cm) erreicht, ein Stadium, in dem die Koleoptile noch nicht durchbrochen ist, so wurden die Töpfe mitsamt den Hülsen aus schwarzem Papier (vgl. Kapitel I) an den Schüttelapparat resp. den Klinostaten gesetzt.

Auch die Versuche mit diesen Pflanzen ergaben wieder dasselbe Resultat, nämlich daß die Präsentationszeit bei geschüttelten und ungeschüttelten Pflanzen gleich ist; und zwar beträgt sie nach den wenigen von mir angestellten Versuchen für *Panicum* etwa 10, für *Setaria* etwa 12 Minuten. Auch in der Stärke der Krümmung

ließ sich kein in die Augen fallender Unterschied zugunsten der geschüttelten Pflanzen beobachten, wobei allerdings aus dem schon oben angeführten Grunde auf eine genaue Messung derselben in Graden verzichtet wurde.

Besonders achtete ich auch auf das Zurückgehen der Krümmung, weil mir in den Versuchstabellen von Darwin sehr auffiel, nach wie langer Zeit erst von ihm vielfach die Krümmungen gemessen wurden. So wurde bei *Setaria* die Krümmung nur in 4 unter 12 Fällen schon nach 1 Stunde 2 Minuten bis 2 Stunden 35 Minuten gemessen, in den übrigen 8 Fällen dagegen erst nach 3 Stunden 6 Minuten bis 7 Stunden 21 Minuten, d. h. nach einer Zeit, nach der in meinen Versuchen spätestens die Krümmung schon wieder zurückgegangen war. Dabei ist zu bemerken, daß Darwin die Schwerkraft außer in zwei Fällen, wo sie 15—20 Minuten wirkte, meist sehr viel kürzer, nämlich nur 5—12 Minuten auf die Versuchspflanzen hat einwirken lassen. Wie es unter diesen Umständen zu erklären ist, daß Darwin die Krümmung in 5 Fällen noch nach 3 Stunden 6 Minuten bis 7 Stunden 21 Minuten messen konnte, ist mir nicht erklärlich.

D. Versuchsresultate und Folgerungen für die Statolithenhypothese.

Ganz allgemein hat sich in meinen Versuchen bei allen angewandten Schüttelmethoden und bei allen Versuchspflanzen ergeben, daß Schütteln mit oder ohne Stöße ohne jeglichen Einfluß auf die Länge der Präsentations- und Reaktionszeit ist, abgesehen von den Wurzeln von *Phaseolus*, bei denen sich ein zu heftiges Schütteln in einer Verlängerung der Präsentationszeit und der Reaktionszeit geltend macht.

Inwieweit meine Versuchsresultate mit denen Haberlandts übereinstimmen, ist schon oben ausgeführt. Im allgemeinen besteht zwischen beiden ein mir unerklärlicher Widerspruch. Doch glaube ich in den angeführten Versuchstabellen ein genügendes Beweismaterial für die Richtigkeit meiner Behauptung gegeben zu haben, während Haberlandt sich mit der Angabe von nur sehr wenigem Material begnügte.

Diese meine Befunde stehen nicht im Widerspruch mit der eingangs dieses Kapitels schon erwähnten Erklärung Nolls, der ja in den Schüttelversuchen im Prinzip nichts anderes als Zentrifugal-

versuche sieht. Ebenso wie bei den Zentrifugalversuchen durch Steigerung der Zentrifugalkraft von 1 auf 111 g keine deutliche Verkürzung der Reaktionszeit beobachtet werden konnte, so auch nicht bei den Schüttelversuchen. Daß auch die Präsentationszeit der geschüttelten Pflanzen gegenüber der der ungeschüttelten nicht kürzer ist, läßt im Vergleich mit den bei den Zentrifugalversuchen erhaltenen Resultaten den Schluß zu, daß die durch das Schütteln erzeugten Zentrifugalkräfte sehr gering sind, was ja bei den meist angewandten kleinen Schwingungsamplituden auch nicht weiter auffallend ist.

Mit diesem Ausfall meiner Versuche ist auch diese von Haberlandt in seiner ersten Arbeit (1903, S. 500) als indirekter Beweis bezeichnete, auf den Schüttelversuchen basierende Stütze der Statolithenhypothese hinfällig geworden. Es fehlt daher auch heute noch an jedem strikten Beweis für die genannte Hypothese über die Schwerkraftempfindung bei den Pflanzen.

Der den Resultaten Haberlandts widersprechende Ausfall meiner Versuche ist aber natürlich ebensowenig ein Beweis gegen die Hypothese. Ein solcher ist (vgl. Jost, 1904, S. 277) bei dem gegenwärtigen Stand derselben überhaupt sehr schwer denkbar.

Vielleicht ließe sich ein solcher noch aufbauen auf den Resultaten, die Piccard (1904, S. 94 ff.) bei seinen Zentrifugalversuchen, ihre Richtigkeit vorausgesetzt, erhielt. Doch habe ich in dieser Richtung noch keine Versuche anstellen können.

Kapitel VII. Mikroskopische Bestimmung der Reaktionszeit.

Bisher wurden die Reaktionszeiten mit bloßem Auge geprüft. Es könnte nun aber der Einwand gemacht werden, daß vielleicht die Reaktion schon sehr viel früher, nur dem unbewaffneten Auge nicht sichtbar, beginne. Unter diesen Umständen schien eine Prüfung dieser Frage erwünscht, um ein Urteil darüber zu gewinnen, inwieweit die makroskopisch zu beobachtende Reaktionszeit den tatsächlichen Beginn der Krümmung angibt.

Veranlaßt wurden diese Versuche durch Moisescus „Kleine Mitteilung über die Anwendung des horizontalen Mikroskops zur Bestimmung der Reaktionszeit“ (1905, S. 364 ff.).

Verfasser beobachtete an 1—3 cm langen Keimwurzeln von *Lupinus albus*, *Zea Mays*, *Cucurbita*, *Vicia sativa*, mit Hilfe des

Horizontalmikroskops (23 Teilstriche = 1 mm) den Beginn der Reaktion und gibt als Resultat seiner Beobachtungen an, daß die Wurzelspitze sofort nach dem Horizontallegen dauernd sinkt, was er als Folge der geotropischen Krümmungsbewegung in der Aktionszone ansieht.

Bei einigen Wurzeln kann nach den Angaben des Verfassers die genauere Messung der Reaktionszeit gestört sein durch deutliche autonome Wachstumsoszillationen. „Diese Oscillationen kann man leicht unterscheiden, und solche Wurzeln können zum Zwecke der Messung der Reaktionszeit nicht gebraucht werden."

Wenn diese Angaben Moisescus richtig sind, so fällt also für die mikroskopische Beobachtung der Begriff der Reaktionszeit vollständig weg, da ja nach dem Horizontallegen schon in der ersten Minute die Krümmung beginnt. Doch wird damit, wie ausdrücklich hervorgehoben werden muß, der Wert der makroskopisch zu beobachtenden Reaktionszeit für die Feststellung von Gesetzen in der Reizphysiologie in keinerlei Weise vermindert. Denn zur Feststellung dieser Gesetze dient ja immer nur ein Vergleich der unter verschiedenen Bedingungen makroskopisch beobachtbaren Reaktionszeiten, also relativer Werte; der absolute Wert derselben ist jedoch vollständig gleichgültig.

In meinen eigenen Versuchen beschäftigte ich mich zuerst mit der mikroskopischen Untersuchung der Reaktionszeit von Sprossen *(Vicia Faba)*. Daß ich zunächst mit diesem Material und nicht mit Wurzeln arbeitete, hatte seinen Grund darin, daß ich bei Sprossen sicherere Resultate erwartete, da hier die Krümmungsbewegung nach oben geht und damit eine Fehlerquelle vermieden wird, die bei Wurzeln durch etwaiges passives, mit geotropischen Krümmungen nicht zusammenhängendes Sinken gegeben sein kann.

A. Versuche mit Keimsprossen.

Während es bei Wurzeln sehr leicht ist, auf die äußerste Spitze scharf einzustellen, stößt man bei Keimsprossen aus naheliegenden Gründen auf Schwierigkeiten. Hier ist es nicht möglich, mit genügender Deutlichkeit auf das Ende des Sprosses selbst einzustellen. Daher versuchte ich es zunächst mit sehr feinen, in das Ende des Stengels senkrecht zur Längsachse eingestochenen Glaskapillaren, auf deren oberes, in die Luft ragendes Ende dann eingestellt wurde. Diese Methode ist aber mit zwei Mängeln behaftet:

Erstens sind die Versuche nicht vollständig einwandfrei, da durch die, wenn auch nur gerinfügige Verwundung immerhin merkliche Störungen veranlaßt werden könnten;

Zweitens hebt sich bei der eintretenden geotropischen Krümmung das Ende der Kapillare nicht in einer geraden Linie, sondern beschreibt einen Bogen, so daß namentlich die nach dem ersten Beginn der Krümmung abgelesenen Werte gegenüber den realen, um die sich das Ende gehoben hat, zu klein ausfallen.

Aus diesen Gründen wurde die genannte Versuchsanordnung schon nach ganz wenigen Vorversuchen wieder fallen gelassen und nun bei den folgenden eine Methode derart angewandt, daß an das Ende des Stengels eine mit einem Haken versehene Glaskapillare angehängt und nun auf das untere freie Ende derselben eingestellt wurde.

Bei dieser Methode waren beide oben genannten Fehlerquellen ausgeschlossen, die zweite deshalb, weil das Ende der Kapillare infolge der Schwerkraft immer genau senkrecht nach unten hing und so um dieselben Werte nach oben stieg, wie der Keimling selbst. Das Gewicht der Kapillare selbst konnte nicht in Betracht kommen, da es äußerst klein war. Auch das bei den späteren, höheren Graden der Krümmung nicht zu vermeidende Abrutschen der Kapillare konnte ich außer Betracht lassen, da der Verlauf der Krümmung immer nur in den ersten Stadien beobachtet wurde, in denen eine derartige Gefahr vollständig ausgeschlossen war.

Während des Versuchs wurde teils wegen des fortschreitenden Wachstums, teils aus anderen Gründen, öfters eine Neueinstellung der Kapillare nötig.

Bei einer ersten Reihe von Versuchen suchte ich ein eventuelles mechanisches Sinken der Versuchspflanzen noch dadurch unmöglich zu machen, daß ich den Sproß kurz hinter seinem Ende auf einer Glasstange auflegte; in einer zweiten Versuchsreihe fiel diese Unterstützung weg.

Die verwendeten Pflanzen besaßen eine Länge von 6—8 cm. Alle Versuche wurden ausgeführt bei einer Temperatur von 19—21° in diffusem Licht.

Die Zeit, die verging, bis nach dem Horizontallegen die erste Einstellung geschehen war, betrug meist 2 Minuten. Von da an wurde der Verlauf der Krümmung meist von 5 zu 5 Minuten kontrolliert. Bei der zur Beobachtung benutzten mikroskopischen Skala kamen 33 Teilstriche auf 1 mm. Die von mir angewandte Vergrößerung war also noch stärker, als die von Moisescu verwendete.

1. Die Versuchspflanzen sind unterstützt.

Bei 4 unter 16 Versuchen beobachtete ich zunächst trotz der Stütze ein Sinken des Sprosses. Die Aufrichtung begann nach

22, 35, 17, 34 Minuten; im Durchschnitt nach 27 Minuten.

Makroskopisch konnte der Beginn der Krümmung bei denselben Pflanzen beobachtet werden nach

55, 51, 47, 49; im Durchschnitt nach 50,5 Minuten.

Bei 8 Versuchen trat ziemlich lange überhaupt keine Bewegung ein, oder sie betrug vor der im folgenden angeführten Zeit nicht mehr als einen Teilstrich der Skala. Der Eintritt der Aufwärtskrümmung überhaupt, resp. einer fortschreitenden Aufwärtskrümmung erfolgte in diesen Versuchen nach

27, 22, 30, 33, 37, 39, 18, 46 Minuten; im Durchschnitt nach 31,5 Minuten.

Makroskopisch konnte in diesen Versuchen die Krümmung konstatiert werden nach

46, 44, 35, 68, 58, 60½, 38, 70 Minuten; im Durchschnitt nach 52,4 Minuten.

Bei 4 Versuchen endlich war schon bei der ersten Beobachtung, 5 Minuten nach der ersten Einstellung, eine Aufwärtskrümmung sichtbar. Makroskopisch beobachtete Reaktionszeit:

42, 55, 40, 42; im Durchschnitt 44,7 Minuten.

2. Die Versuchspflanzen sind nicht unterstützt.

Bei 5 von 6 Versuchen wurde zunächst ein Sinken der Versuchspflanzen beobachtet. Die Aufwärtskrümmung begann nach

12, 34, 14, 32, 12; im Durchschnitt nach 21,2 Minuten.

Makroskopisch war der erste Beginn der Krümmung sichtbar nach

31, 44, 47, 58½, 42; im Durchschnitt nach 44,5 Minuten.

Bei 1 Versuch begann die Aufwärtskrümmung schon bei der ersten Beobachtung, 5 Minuten nach der ersten Einstellung. Makroskopisch war die Reaktion nach 52 Minuten sichtbar.

Daß in dieser zweiten Versuchsreihe eine so relativ große Zahl von Versuchspflanzen zunächst sich senkte, ist wohl zum Teil darauf zurückzuführen, daß hier eine Unterstützung fehlte; aber auch nur zum Teil, wie aus der ersten Versuchsreihe hervorgeht, in der trotz der Unterstützung auch bei 4 unter 16 Versuchen zunächst ein

Sinken zu beobachten war. Das anfängliche Sinken in diesem Fall kann seinen Grund nur in Nutationen des Sprosses haben.

Aus allen Versuchen der ersten und zweiten Reihe geht augenscheinlich hervor, daß auch bei mikroskopischer Beobachtung die Reaktion bei Sprossen von *Vicia Faba* nicht sogleich nach dem Horizontallegen, sondern nach etwa 27—30 Minuten beginnt (makroskopische Reaktionszeit 44,5 bis 52,4 Minuten). Wo die Aufwärtsbewegung sofort nach dem Horizontallegen beginnt, dürfte sie nach den angeführten Versuchen, ebenso wie die öfters beobachtete anfängliche Abwärtsbewegung, auf Nutationen zurückzuführen sein.

Eine Andeutung für die Richtigkeit dieser Annahme bietet einer der 4 Versuche der ersten Reihe mit sofortigem Beginn der Aufwärtskrümmung. In diesem Versuch erfolgte nämlich in den ersten 16 Minuten eine Aufwärtskrümmung um 4 Teilstriche. Hierauf trat 5 Minuten Stillstand ein. In den nächsten 5 Minuten ging die Krümmung auf 3 Teilstriche zurück, um erst nach Verlauf von weiteren 5 Minuten, d. h. 31 Minuten nach dem Horizontallegen, dauernd und ausgiebig zuzunehmen.

B. Versuche mit Keimwurzeln.

Ich arbeitete mit 2,3—4 cm langen Keimwurzeln von *Lupinus albus*, die auch Moisescu in seinen Versuchen benutzt hat. Die Versuchsanordnung war dabei dieselbe wie bei ihm: Die Versuchspflanzen wurden mit Nadeln auf einen Kork gesteckt, der auf einer Glasplatte aufgekittet war. Diese Glasplatte konnte auf ein innen mit feuchtem Filtrierpapier ausgeschlagenes Präparatenglas von rechteckigem Querschnitt aufgesetzt werden. Die Wurzeln befanden sich also in einem dampfgesättigten Raum.

Ich habe auch hier wieder zwei Reihen von Versuchen angestellt, eine mit und eine ohne Unterstützung der Versuchswurzeln. In den Versuchen mit Unterstützung lagen die Wurzeln mit dem größten Teil ihrer Länge auf einem Glasklötzchen auf, so daß in 3 Versuchen 1—2 mm, in allen übrigen dagegen 3—5 oder mehr mm der Spitze über den Glasklotz hinausragten.

Es wurden hier meist 2 Versuche nebeneinander gemacht. Zu den einen Versuchen wurde das schon bei den Sprossen verwendete Mikroskop benutzt, in dem 33 Teilstrichen auf 1 mm kamen, zu den anderen ein Mikroskop, dessen Vergrößerung etwas schwächer war, so daß ca. 20 Teilstriche 1 mm ausmachten.

Die erste Einstellung auf die Spitze der Wurzel erfolgte hier meist schon $^1/_2$—1 Minute nach Versuchsbeginn.

1. Die Versuchswurzeln sind unterstützt.

Bei **5** von 23 Versuchen wurde zunächst eine Aufrichtung der Wurzeln beobachtet. Das Sinken trat ein nach

$16^1/_2$, $25^1/_2$, 30, 27, 17; im Mittel nach 23,2 Minuten.

Makroskopisch sichtbar war die Krümmung nach

$36^1/_2$, $40^1/_2$, 35, 38, 27; im Mittel nach 34,2 Minuten.

Bei **5** weiteren Versuchen war vor der im folgenden angegebenen Zeit Stillstand oder es zeigte sich eine Aufwärts- oder Abwärtsbewegung, die einen Teilstrich der Skala nicht übertraf. Die dauernde Abwärtsbewegung trat ein nach

33, 31, 31, $27^1/_2$, 26; im Mittel nach 29,7 Minuten.

Makroskopisch war die Senkung zu beobachten nach

39, 41, 41, $32^1/_2$, 31; im Mittel nach 36,9 Minuten.

In **10** Versuchen war eine Abwärtsbewegung schon bei der ersten Beobachtung 5 Minuten, in **3** Versuchen bei der zweiten Beobachtung 10 Minuten nach der ersten Einstellung zu konstatieren. Als makroskopische Reaktionszeit ergab sich in diesen Versuchen

36, $28^1/_2$, 42, $25^1/_2$, $26^1/_2$, $32^1/_2$, 37, $16^1/_2$, 26, 27 Minuten; im Durchschnitt 29,7 Minuten.

2. Die Versuchswurzeln sind nicht unterstützt.

Bei **6** unter 11 Fällen beobachtete ich zunächst eine Aufwärtsbewegung der Wurzeln. Die Abwärtsbewegung begann nach

$17^1/_2$, $31^1/_2$, 29, 36, $31^1/_2$; im Mittel nach 29,1 Minuten.

Makroskopisch konnte die Krümmung beobachtet werden nach

$30^1/_2$, $46^1/_2$, 44, 41, $41^1/_2$; im Mittel nach 40,7 Minuten.

In einem weiteren Versuch derart konnte ich die Krümmung makroskopisch nach 31 Minuten beobachten, d. h. zu einem Zeitpunkte, bis zu dem ich mikroskopisch überhaupt noch kein Sinken sah. Dies ist wohl so zu erklären, daß die Wurzel bis zu dieser Zeit in älteren Teilen eine aufwärts gerichtete Nutation ausführte, die die geotropische Abwärtskrümmung der Spitze mikroskopisch nicht zur Erscheinung kommen ließ, während dieselbe makroskopisch ohne weiteres beobachtet werden konnte.

Bei **3** Versuchen wurde schon bei der ersten Beobachtung, 4½—5 Minuten nach der ersten Einstellung, die Senkung beobachtet. **Makroskopische Reaktionszeit**

25, 35, 33; **im Mittel 31 Minuten.**

Bei 2 Versuchen endlich wurde 4½—5 Minuten nach der ersten Einstellung zunächst ein Sinken, dann ein Steigen und nach 32½ resp. 22 Minuten (vom Horizontallegen aus gerechnet) abermals ein Sinken beobachtet.

Makroskopische Reaktionszeit: 42 Minuten (nur in einem Versuch sicher beobachtet).

Insgesamt wurde also bei den Wurzelversuchen in **11** unter 34 Fällen zunächst ein Steigen der Wurzel beobachtet. Zu sinken begannen diese nach 23,2—29,1 Minuten.

In **5** Fällen fand zunächst gar keine oder eine 1 Teilstrich der Skala nicht übersteigende Bewegung statt. Das Sinken begann nach 29,7 Minuten.

In 2 Fällen folgte auf das anfängliche Sinken ein Steigen und dann das endgültige Sinken 32½ resp. 22 Minuten nach dem Horizontallegen.

Zusammen sind es also **18** Fälle, in denen der endgültigen Abwärtsbewegung eine Ruheperiode oder ein Steigen oder ein Sinken und ein Steigen vorausging.

Dagegen erfolgte in **16** Fällen schon bei der ersten, resp. zweiten Beobachtung, 5 resp. 10 Minuten nach der ersten Einstellung die Abwärtsbewegung.

Auch diese Versuche sprechen also gar nicht einheitlich und überzeugend für die Angaben Moisescus, daß die Wurzeln die Abwärtskrümmung sofort nach dem Horizontallegen beginnen. Vielmehr erhält man auch aus diesen Versuchen mit Wurzeln wieder den Eindruck, daß auch bei mikroskopischer Beobachtung eine gewisse Zeit (für Wurzeln 23,2—29,7 Minuten), die allerdings im allgemeinen kürzer ist, als die makroskopisch zu beobachtende Reaktionszeit (mit 29,7—42 Minuten), vergeht, ehe die geotropische Abwärtskrümmung sicher und anhaltend einsetzt.

Der in vielen Fällen mikroskopisch beobachtete sofortige Beginn der Abwärtskrümmung dürfte auch bei Wurzeln, ebenso wie die öfter zu beobachtende anfängliche Aufwärtskrümmung, auf Nutationen zurückzuführen sein.

Kapitel VIII. Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Gegenüber den Angaben Haberlandts und Czapeks habe ich in meinen Versuchen über die Präsentationszeit bei optimaler bis Zimmertemperatur im allgemeinen viel geringere Werte erhalten. Während nämlich Czapek als vermutliches Minimum der Präsentationszeit 15 Minuten angibt, fand ich dieselbe z. B. für abgeschnittene Blütensprosse von *Capsella* unter 2 Minuten. Das Maximum der von mir beobachteten Präsentationszeit mit ca. 20 bis 25 Minuten findet sich bei den Keimsprossen von *Lupinus albus*.

2. Bezüglich des Unterschieds in der Präsentations- und Reaktionszeit, der durch verschiedene Länge der Versuchspflanzen bei *Vicia Faba* bewirkt wird, ergaben meine allerdings nur orientierenden Versuche das Resultat, daß sehr kurze Keimlinge gegenüber solchen von mittlerer und bedeutender Länge eine starke Vergrößerung der Präsentations- und Reaktionszeit aufweisen. Dagegen scheint der Unterschied für mittlere und längere Keimpflanzen ziemlich unbedeutend zu sein.

3. Einen großen Einfluß auf die Länge der Präsentations- und Reaktionszeit übt bei Keimsprossen von *Vicia Faba* die Höhe der Temperatur aus, und zwar eben Temperaturgrade zwischen 14 und 35°, die nach Czapeks, allerdings an anderen Versuchspflanzen erzielten Ergebnissen fast keinen Einfluß haben sollen.

4. Diese Abhängigkeit von der Temperatur ist für die Präsentations- und Reaktionszeit eine ähnliche und gestaltet sich so, daß von 14° an mit dem Steigen der Temperatur eine fortgesetzte Verkürzung der Präsentations- und Reaktionszeit Hand in Hand geht, bis beide bei etwa 30° ihr Minimum erreichen, das für die Präsentationszeit etwa $^1/_7$, für die Reaktionszeit etwa $^2/_5$ des Wertes bei 14° beträgt.

Bei einer weiteren Steigerung der Temperatur über 30° tritt dann wieder eine Verlängerung der Präsentations- und Reaktionszeit ein.

5. Werden Versuchspflanzen vor den Versuchen längere Zeit in Temperaturen zwischen 4—10° gehalten, so zeigt sich eine Nachwirkung dieses Aufenthalts in der Kälte in einer Verlängerung der Präsentations- und Reaktionszeit, auch wenn die Induktion und Reaktion in günstiger Temperatur erfolgen.

6. Was den Einfluß der verschiedenen Dauer der Schwerkrafteinwirkung betrifft, so läßt sich feststellen, daß die Reaktionszeit bei einer Induktion von der Dauer der Präsentationszeit oder wenig darüber nicht länger ist als die Reaktionszeit, die sich bei dauernd exponierten Pflanzen beobachten läßt.

Die Reaktionszeit hat also schon bei Einwirkung der Schwerkraft während der Dauer der Präsentationszeit ihr Minimum erreicht.

7. Ebenso läßt sich durch Steigerung der einwirkenden Kraft von 1 auf 111 g eine nennenswerte Verkürzung der Reaktionszeit nicht erzielen.

8. Dagegen wachsen mit der Verringerung der einwirkenden Kraft unter 1 g die Präsentations- und Reaktionszeit, und zwar die letztere anfangs langsam, später sehr rasch.

9. Während Zentrifugalkräfte über 1 g auf die Reaktionszeit nicht verkürzend einwirken, zeigt die Präsentationszeit für Keimsprosse von *Vicia Faba* bei einer Steigerung der Zentrifugalkraft von 1 auf ca. 27 g eine Abkürzung von 8 auf $^1/_4$ Minute.

10. Betreffs der Einwirkung der Schwerkraft auf Versuchspflanzen, die mit der Vertikalen verschiedene Winkel bilden, läßt sich feststellen, daß das Verhältnis der Präsentationszeiten für Ablenkungswinkel über 30° etwa dem Verhältnisse der Sinus der betreffenden Ablenkungswinkel entspricht. Von 30° abwärts beginnt die Präsentationszeit rascher zu wachsen als es der Sinuswert des betreffenden Winkels verlangte.

Ein eigentümliches Resultat ergibt sich beim Vergleich der Präsentationszeiten, die bei kleinen Zentrifugalkräften erhalten wurden, mit den in den Ablenkungsversuchen bestimmten Werten, wenn man die der Winkelablenkung entsprechenden Sinuswerte von g einsetzt. Es zeigt sich nämlich dabei, daß etwa von 0,7 g an mit dem weiteren Abfallen der einwirkenden Kraft die aus den Zentrifugalversuchen bestimmten Präsentationszeiten sehr viel rascher wachsen, als die in den Ablenkungsversuchen beobachteten. Ein Versuch, dieses merkwürdige Resultat zu erklären, findet sich in Kapitel V.

11. Dagegen läßt sich die Länge der Reaktionszeiten in den verschiedenen Winkellagen in kein entsprechendes Verhältnis zur Sinuskurve setzen; denn sie ist innerhalb der Winkel von 15—90° ziemlich gleich groß.

12. Ein Schütteln mit oder ohne Stöße hat keinen Einfluß, weder auf die Länge der Reaktions- noch auf die der Präsentations-

zeit. Beide Zeiten sind vielmehr bei den von mir untersuchten Versuchsobjekten für geschüttelte und ungeschüttelte Pflanzen immer etwa gleich groß.

13. Meine Versuche über den mikroskopisch feststellbaren Beginn der Reaktionszeit bei Sprossen und Wurzeln führte zu dem Resultat, daß die mit Hilfe des Mikroskops bestimmte Reaktionszeit zwar kürzer ist als die makroskopisch zu beobachtende, dabei aber immer noch eine ziemliche Länge besitzt.

Bei Versuchen, in denen sofort nach dem Horizontallegen die Krümmungsbewegung eintritt, dürfte dieses Resultat wohl auf Nutationen zurückzuführen sein.

14. Aus allen diesen Ergebnissen muß man den Schluß ziehen, daß die Reaktionszeit in der Reizphysiologie nicht ohne weiteres als Maß für die Größe der Erregung verwendet werden darf.

Als solches kann dagegen bei tropistischen Vorgängen, abgesehen von der Intensität der Krümmung, vielleicht noch besser die Größe der Präsentationszeit dienen.

15. Die Reaktionszeit ist nämlich von gewissen, schon sehr kleinen Beträgen der Induktionsgröße an ausschließlich abhängig von der Krümmungsbefähigung der Pflanze. So ist es zu erklären, daß sehr junge Versuchspflanzen von *Vicia Faba* später reagieren als ältere, und daß durch die Temperatur die Reaktionszeit sehr wesentlich beeinflußt werden kann, nicht dagegen durch noch so hohe Steigerung der Erregung, wie sie z. B. durch hohe Zentrifugalkräfte erreicht wird.

Tübingen, Botanisches Institut der Universität, 12. Juli 1906.

Herrn Privatdozent Dr. H. Fitting, auf dessen Veranlassung und unter dessen Leitung vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, danke ich auch hier noch einmal herzlich für die rege Förderung, die diese Arbeit jederzeit durch ihn erfuhr.

Ebenso möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. v. Vöchting für das mir stets entgegengebrachte Wohlwollen meinen herzlichen Dank sagen.

Literatur-Verzeichnis.

Czapek, F., 1895, Untersuchungen über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 27, S. 243 ff.).

— 1898, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, S. 175 ff.).

— 1906, Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43, S. 145 ff.).

Darwin, F., 1903, The Statolith-theory of Geotropism (Proc. of the Roy. Soc., Vol. 71, S. 362 ff.).

— and Pertz, D. F. M., 1904, Notes on the Statolith Theory of Geotropism (Proc. of the Roy. Soc., Vol. 73, S. 477 ff.).

Fitting, H., 1905, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41, S. 221 ff.).

Haberlandt, G., 1902, Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 20, S. 189 ff.).

— 1903, Zur Statolithentheorie des Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38, S. 447 ff.).

— 1906, Bemerkungen zur Statolithentheorie (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, S. 321 ff.).

Jost, L., 1902, Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze (Biol. Centralbl., Bd. 22, S. 161 ff.).

— 1904, Referat über „Tondera, F., Beitrag zur Kenntnis des funktionellen Werts der Stärkescheide“ (Bot. Zeitg., Bd. 62, II, S. 276 ff.).

Moisescu, N., 1905, Kleine Mitteilung über die Anwendung des horizontalen Mikroskops zur Bestimmung der Reaktionszeit (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Jahrg. 23, S. 364 ff.).

Němec, B., 1902, Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 20, S. 339 ff.).

Noll, F., 1903, Referat über „Haberlandt, G., Zur Statolithentheorie des Geotropismus“ (Bot. Zeitg., Bd. 61, II, S. 131 ff.).

Pfeffer, W., 1904, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. (Bd. 2, S. 93).

Piccard, A., 1904, Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40., S. 94 ff.).

Richter, O., 1906, Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus (Sitzungsber. d. Kais. Ak. d. Wiss. i. Wien, Math. nat. Kl.; Bd. 115, Abt. I).

Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit.

Von

C. Correns.

Mit 4 Textfiguren.

Seit mehreren Jahren bin ich mit Versuchen über die Vererbung der Geschlechtsformen höherer Pflanzen beschäftigt, über die ich schon einige Male (1904, 05, b, 06)[1]) berichtet habe. Sie führten, wie ich hier nur kurz angeben will, zur Aufstellung zweier Gesetze: daß a) jede Geschlechtsform Keimzellen mit der ihr eigenen Geschlechtstendenz hervorbringt, und daß b) die Tendenz der (phylogenetisch jüngeren) eingeschlechtig gewordenen Form über die Tendenz der (phylogenetisch älteren) zwitterig gebliebenen Form dominiert. Dieses zweite Gesetz ist nur ein Spezialfall des schon früher von mir formulierten Gesetzes (05, a, S. 482), daß das Merkmal der phylogenetisch höherstehenden Sippe über das korrespondierende der tieferstehenden dominiert. Beide Gesetze zusammen bewirken z. B., daß bei einer gynodioecischen Art die Nachkommenschaft der zwittrigen Pflanzen nahezu ganz aus Zwittern und die Nachkommenschaft der weiblichen nahezu ganz aus weiblichen Individuen besteht. Vorher wußte man nur, was Darwin (77, S. 301) durch einen Versuch mit *Thymus* gezeigt hatte, „daß die Art der äußeren Einflüsse die Form nicht unabhängig von der Vererbung bestimme“.

Bei diesen Versuchen ergaben sich von selbst eine Anzahl Tatsachen, die mit dem Vererbungsproblem in engerem oder lockererem Zusammenhang stehen, und von denen ich hier einige mitteilen will. Die meisten beziehen sich auf das einstweilen am eingehendsten studierte Objekt, *Satureia hortensis*, doch sind auch andere Versuchspflanzen herbeigezogen. — Ich habe mir Mühe gegeben, die

---

1) Vgl. auch die Mitteilung Raunkiaers (06), dessen Ergebnisse sich bei mir (06, S. 459) mit meinen verglichen finden.

vorhandene Literatur gut zu benutzen; doch kann mir bei ihrer Zerstreuung manches entgangen sein. — Die Behandlung des Hauptproblems vorliegender Arbeit, des Verhaltens der gynomonoecischen Individuen unter gewöhnlichen und veränderten Bedingungen, habe ich schon in meiner ersten Mitteilung (04, S. 514) in Aussicht gestellt.

Satureia hortensis ist früher (Darwin, 77, S. 303, A. Schulz, 90, S. 196) schlechtweg als gynodioecisch angesehen worden; es sollten also bei ihr außer weiblichen Pflanzen noch zwittrige vorkommen. Willis (92, a, S. 350) hat dann gefunden, daß es auch hier zwittrige Pflanzen mit einzelnen weiblichen Blüten gibt, also gynomonoecische, nachdem schon Breitenbach (84, S. 207) dasselbe für *Satureia montana* angegeben hatte [1]).

Meine Untersuchungen, bei deren Beginn mir nur Darwins Angaben bekannt waren, haben mich nach und nach davon überzeugt, daß es bei unserer Art — oder wenigstens bei deren mir vorliegenden Sippen — überhaupt keine auch nur annähernd rein zwittrigen Individuen gibt, sondern nur solche, die im Lauf ihrer Entwicklung zwittrige und zahlreiche weibliche Blüten tragen, also gynomonoecisch sind, und solche, die ganz ausschließlich weiblich sind (05, b, S. 458) [2]).

Es ging das zuerst aus einem Versuch von 1905 hervor, bei dem ich 39 „zwittrige" und 36 weibliche Pflanzen von Anfang bis gegen Ende der Blütezeit in kurzen Intervallen, Stock für Stock, immer wieder untersuchte, und wird durch die Beobachtungen, die ich heuer an 390 „zwittrigen" und 104 weiblichen Pflanzen in gleicher Weise angestellt habe, nur bestätigt. — Die gynomonoecischen Individuen bilden wahrscheinlich eine ziemlich einheitliche Klasse, trotz des Vorhandenseins verschiedener „Linien". Bei völlig gleichen äußeren Bedingungen würde am Ende der Blütezeit die Verhältniszahl der überhaupt gebildeten zwittrigen und weiblichen Blüten bei allen Pflanzen nicht zu verschieden ausfallen. Jedenfalls sind sie von den weiblichen Individuen durch eine weite, durch keine wirklichen Übergänge überbrückte Kluft getrennt, und es scheinen auch keine gynomonoecischen Stöcke vorzukommen, die sich der

1) Breitenbachs Beobachtungen beziehen sich nicht auf *S. hortensis*, wie Knuths Handbuch, (Bd. II, Teil II, S. 240) angibt.

2) Eine knappe Bezeichnung solcher Pflanzen existiert noch nicht, man könnte sie „gynomonodioecische" nennen.

rein zwittrigen Urform nähern würden. Ich komme auf diese Frage nochmals zurück (S. 143)[1]).

Die scharfe Grenze zwischen den eingeschlechtigen und den mehr oder weniger zwittrigen Stöcken, die wir bei *Satureia* gefunden haben, wird nicht bei allen polygamen Pflanzen zu finden sein[2]). So verhält sich z. B. *Origanum vulgare* nach den Beobachtungen Willis' (92, b) vor allem insofern anders, als es keine ganz rein weiblichen Stöcke zu besitzen scheint. Ähnlich scheint es unter den Androdioecisten bei *Geum intermedium* zu sein. Die Zählungen, die ich an 18 Pflanzen vorgenommen habe und als Tabelle L im Anhang (S. 171) wiedergebe, zeigen nur zwischen 52 % und 22 % männliche Blüten eine größere Lücke. Trotzdem weisen auch hier die Prozentzahlen sehr deutlich auf die Existenz von zwei Typen, einem mehr zwittrigen und einem mehr männlichen, hin[3]). Und wenn ich auch während zwei Jahren einzelne Individuen nur männliche Blüten tragen sah, so ist es nicht ausgeschlossen, daß in Zukunft doch noch einzelne mehr oder weniger zwittrige Blüten an ihnen gefunden werden.

Die Nachkommenschaft der verschiedenen Geschlechtsformen erbringt den Beweis, daß es sich bei ihnen um erblich fixierte Unterschiede handelt, daß sie, um mit Burck (05) die bequeme moderne Bezeichnung zu gebrauchen, durch „Mutation" entstanden sind. Damit ist noch nichts darüber gesagt, ob ein Endstadium, wie es z. B. bei *Satureia hortensis* die weibliche Pflanze ist, aus der zwittrigen Urform mit einem großen Sprung oder mit mehreren, entsprechend kleinen entstanden ist. Diese Frage, die sich kaum so leicht beantworten lassen wird, halte ich für weniger wichtig, denn ich finde das Wesen der „Mutation" mit Naegeli nicht in der Weite des Schrittes, sondern in seiner Erblichkeit. Eine Abänderung muß, wie ich früher ausgeführt habe, sprungförmig sein, wenn sie erblich sein soll; ein wirklich „gleitendes" Entstehen neuer Sippen oder Linien kann es meiner Meinung nach gar nicht geben.

1) Ich halte es nur für wenig wahrscheinlich, aber nicht für unmöglich, daß es gynomonoecische Linien der *S. hortensis* gibt, die sich mehr der zwittrigen Urform oder der weiblichen Form nähern.

2) Bei *Thymus vulgaris* stehen sich nach Raunkiaer (06, S. 36) völlig zwittrige und dreierlei weibliche Stöcke gegenüber, die sich im Grade der Rückbildung der — stets sterilen — Antheren unterscheiden.

3) Sie umfassen übrigens nicht sämtliche Blüten der verschiedenen Stöcke, besonders nicht alle der mehr zwittrigen; es wurde aber keinerlei bewußte Auswahl getroffen.

Mit dem Nachweis, daß die Geschlechtsformen „Mutanten" sind, werden selbstverständlich alle die verschiedenen „biologischen" Theorien über ihre Entstehung, die seit H. Müller aufgestellt wurden, noch nicht oder nur teilweise widerlegt. Es ist ja nur die Frage, wie sie entstanden sind, beantwortet, nicht, warum sie sich, einmal entstanden, vorteilhaft erweisen oder sich wenigstens neben der Stammform halten konnten. Auf diese Theorien einzugehen ist hier nicht meine Absicht, obschon auf manche einschlägige Frage das Experiment bereits Antwort gegeben hat. Weitere Versuche müssen auch der Behandlung der sehr komplizierten Frage vorausgehen, wie das Zahlenverhältnis der verschiedenen Geschlechtsformen auf einem gegebenen Standort zustande kommt und die Unterschiede, die hierin bei derselben Art zwischen verschiedenen Gegenden bestehen können[1]), wieviel z. B. auf Differenzen in der Erblichkeit der Formen zurückzuführen ist, wieviel auf Vorteile im Kampf ums Dasein, wieviel auf ungleiche Befruchtungschancen, wieviel auf Eigentümlichkeiten des Standortes, wieviel auf den Zufall bei der Besiedelung des Standortes usw.

Bei der Entstehung einer neuen Geschlechtsform handelt es sich um einen phylogenetischen Fortschritt, eine progressive Mutation (05, a, S. 460, Anm. 5) nach de Vries' Terminologie. Für die Mutante mit Burck (05, 06) die Bezeichnung „Zwischenrasse" zu gebrauchen, soweit sie nicht völlig konstant ist, scheint mir schon deshalb unannehmbar, weil das zu der Konsequenz führen

1) Bei *Satureia hortensis* fand z. B. A. Schulz (90, S. 303) bei Halle 15 bis 20% weibliche Pflanzen, ich in Leipzig (04, S. 508) gerade umgekehrt 80%.

Einige größerere Zählungen bei Gynodioecisten hat in letzter Zeit Raunkiaer (05, S. LXXXVIII, 06, S. 35) ausgeführt, die, weil an wohl nicht allgemein zugänglicher Stelle veröffentlicht, hier kurz wiedergegeben sein mögen.

		Zahl der Stöcke	zwittrig in %	weiblich in %	gynomonoecisch in %	gefüllt in %
Silene Otites		1000	83,5	16,5	—	—
Silene inflata . . .		300	60	40	—	—
Thymus Serpyllum . .		200	59	41	—	—
Knautia arvensis	*a*)	1292	85,3	11	3,7	—
	b)	200	64	34	—	—
Succisa pratensis . .		167	85,6	9,6	2,4	2,4

Bei solchen Zählungen ist es kaum möglich, auf die Änderung des Geschlechts während der Blütezeit Rücksicht zu nehmen. Von *Silene Otites* kenne ich übrigens, wie Schulz, (aus Mitteleuropa) nur männliche oder weibliche, keine zwittrigen Pflanzen.

würde, aus den männlichen und den weiblichen Pflanzen eines Dioecisten, wie *Bryonia dioica* einer ist, zwei verschiedene Elementararten zu machen (vergl. auch S. 165).

I. Die Periodizität in der Blütenbildung überhaupt.

An den 390 gynomonoecischen Pflanzen der *Saturcia hortensis* wurden heuer bei zehn Revisionen nach und nach 20406 Blüten untersucht und an den 109 rein weiblichen Pflanzen 7327 Blüten, zusammen also 27733 [1]). Vom 29. Juni ab, wo die erste Blüte bemerkt wurde, untersuchte und notierte ich bis zum 9. Juli nur täglich die Blüten der neu erblühenden Stöcke; am 10. wurden zum erstenmal sämtliche Pflanzen untersucht, und diese Untersuchung wiederholte ich allwöchentlich am gleichen Tage. Wenn nötig, wurde auch der folgende Tag zu Hilfe genommen; nachmittags fielen im Sommer die Blüten schon gerne ab, es wurde deshalb nur vormittags revidiert. Die letzte, zehnte Untersuchung mußte am 4. September vorgenommen werden. — Die Pflanzen gehörten zu 12 Versuchen (06, S. 462, Tabelle 1, Versuch 1, 3, 4, 5; S. 463, Tabelle 2, Versuch 7—14) und waren aus den Saattöpfen zu 4 oder 12 in große Töpfe pikiert worden.

Stellt man für die beiderlei Stöcke die Zahlen, die bei den einzelnen Revisionen gefunden wurden — ohne Rücksicht auf das Geschlecht der Blüten bei den gynomonoecischen Pflanzen — zusammen, wie es in der im Anhang mitgeteilten Tabelle A geschehen ist (S. 166), und entwirft die zugehörigen Kurven, wie sie Fig. 1 zeigt, so lehrt der erste Blick, daß die Blütenbildung während der Blütezeit nicht einfach erst zu- und dann abnimmt, sondern daß, von einigen kleineren Abweichungen abgesehen, zwei Gipfel vorhanden sind, einer in der Mitte (31. Juli) und einer am Ende (4. September) der Beobachtungszeit. Leider konnte der weitere Verlauf nicht festgestellt werden; es bleibt also dahingestellt, ob sich vom 4. September ab die Kurve im großen und ganzen gleichmäßig oder mit einem oder einigen weiteren Gipfeln senkte.

Die gynomonoecischen Pflanzen (ausgezogene Kurve a) und die weiblichen Pflanzen (punktierte Kurve b) verhalten sich im wesentlichen sehr ähnlich. Daß bei jenen der zweite, bei diesen der erste Gipfel höher ist, ist vielleicht zufällig. Wenigstens war auch bei

---

1) Die Ergebnisse des Jahres 1905 sind nicht mitverwendet worden, weil die Revisionen nicht in ganz regelmäßigen Abständen ausgeführt worden waren.

einigen der Einzelversuche, die meist etwa 36 Individuen umfaßten und zu denen die gynomonoecischen Pflanzen gehörten, der erste Gipfel höher, wie bei den weiblichen; auch ist für diese letzteren die Zahl der Beobachtungen (7327) wohl noch etwas klein.

Wir haben hier also einen Fall von periodischem Blühen vor uns, wie es ja, in viel auffallenderer Weise freilich, zB. von

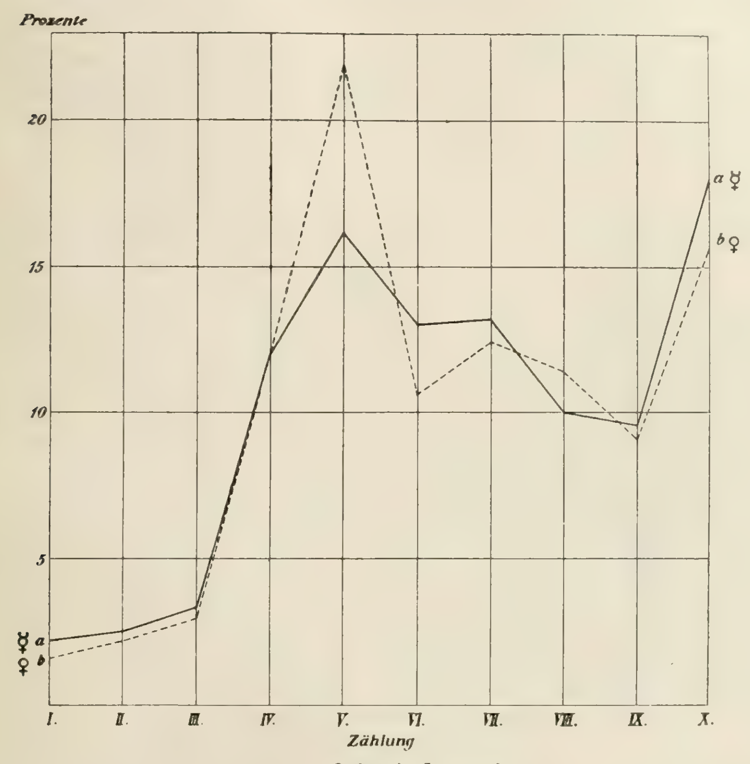


Fig. 1. *Satureia hortensis*,
Blütenzahlen zwischen dem 29. Juni und 4. September bei den gynomonoecischen (ausgezogene Kurve) und den weiblichen (unterbrochene Kurve) Stöcken, in Prozenten der Gesamtzahl.

Buchenau für *Juncus*, von Fr. Müller für *Marica (Cypella)* nachgewiesen wurde und durch äußere und innere Ursachen bedingt ist. Es läßt sich unter anderem auch bei *Mirabilis Jalapa* beobachten, wo es mir bei meinen Bastardierungsversuchen auffiel; hier sind auch die Ursachen wohl ziemlich durchsichtig. Die Blüten stehen in Dichasien. Würde die Entwicklung jedes Dichasium ganz regel-

mäßig sein, und würde jede Blüte von ihrer ersten Anlage bis zum Tage ihrer ephemeren Entfaltung gleich lang brauchen, so würden Blütentage mit blütenlosen Perioden ganz regelmäßig wechseln. Schon dadurch, daß der Sproß des β-Vorblattes gefördert ist, müssen sich aber Verschiebungen ergeben; dazu kommen andere, durch innere, korrelative, und äußere Einflüsse bedingte Abweichungen in der Entwicklung der Achsen und der Einzelblüten. So wird die Periodizität viel weniger deutlich, aber nicht ganz verwischt. Daß die äußeren Einflüsse zwar ein Faktor, aber nicht der alleinige sind, zeigt ein Vergleich der Kurven für die einzelnen Stöcke während desselben Zeitabschnittes. — Ähnlich, nur noch komplizierter[1]), werden die Verhältnisse bei *Satureia* liegen.

II. Die Übergangsformen zwischen zwittrigen und weiblichen Blüten.

Wie bei anderen gynodioecischen Pflanzen[2]) sind auch bei *Satureia hortensis* zwischen die typischen Zwitterblüten mit den vollkommen tauglichen vier Staubgefäßen der Labiaten und die typisch weiblichen mit vier Rudimenten verschiedene Übergangsformen eingeschoben. Bei ihnen sind entweder die Staubgefäße nicht völlig rudimentär, sondern nur mehr oder weniger „kontabeszent", und zwar sämtliche Antheren einer Blüte etwa in gleichem Grade, oder es kommen völlig rudimentäre und vollkommen ausgebildete Staubgefäße in derselben Blüte zusammen vor, oder es sind endlich rudimentäre und kontabeszente, kontabeszente und normale oder gar alle drei zugleich vorhanden, wobei sich die eine Theka einer Anthere anders verhalten kann als die andere.

Der Ausdruck „kontabeszent" rührt von C. F. Gaertner (44, S. 116 usw.) her, ist bei mir aber etwas enger gefaßt. Er bezeichnet auch jetzt eine „Degeneration" der Antheren, die sehr verschiedene Grade erreichen kann, aber, wenigstens bei *Satureia*, von der wirklich rudimentären Ausbildung in den echten weiblichen Blüten, die Gärtner einbegriff, scharf geschieden ist, oder doch viel schärfer als von der normalen Ausbildung der Staubgefäße. Solche Antheren enthalten mehr oder minder fertige Pollenkörner, während es bei den Rudimenten der weiblichen Blüten, wenigstens in den von mir

---

1) Schon durch die zwei serial in jeder Blattachsel stehenden Sprosse!

2) H. Müller, 73, S. 325 *(Clinopodium vulgare)*, 81, S. 532 *(Dianthus)*, Ludwig, 79, S. 444 *(Plantago lanceolata)*, Magnus, 81, S. 137 *(Succisa pratensis)*, Möwes, 83, S. 203 *(Glechoma, Thymus, Mentha)*, Schulz, 85, 88, 90 (zahlreiche Arten), Breitenbach, 84 und Willis, 92 (verschiedene Labiaten usw.).

untersuchten Fällen, wohl noch zur Ausbildung der Pollenmutterzellen kommt, dann aber die Entwicklung stockt und endlich die Theka einsinkt. Gewöhnlich unterscheiden die kontabeszenten Antheren sich schon durch ihre Größe von den rudimentären; in zweifelhaften Fällen habe ich früher (05, S. 455) das Mikroskop angewandt und nach den Pollenkörnern gesucht. Dies war heuer bei der Zahl der zu untersuchenden Blüten nicht möglich; ich beschränkte mich, nach den früheren Erfahrungen, auf den Vergleich mit den Rudimenten in den Blüten echter weiblicher Stöcke. Irrtümer in der Bestimmung mögen also hie und da unterlaufen sein; im großen und ganzen werden sich aber der kontabeszente (geschrumpfte) und der rudimentäre Zustand auseinander halten lassen, trotz mancher zweifelhaften Fälle; auch das Ergebnis eines später zu beschreibenden Versuches, bei dem alle sich öffnenden Blüten entfernt wurden, spricht dafür (S. 153).

„Kontabeszente" Staubgefäße habe ich bei *Satureia* in allen genauer untersuchten Fällen mit Sicherheit nur auf gynomonoecischen Pflanzen, also neben typischen Staubgefäßen, nie auf echten weiblichen gesehen.

Kontabeszente und rudimentäre Staubgefäße sind nur **graduell**, nicht prinzipiell verschieden; beide sind Entwicklungshemmungen der normalen Staubgefäße, nur setzt die Hemmung bei diesen früher ein, als bei jenen (05, S. 455)[1]), und ist wohl auch anderer Art.

Außer den kontabeszenten und rudimentären wurden wiederholt auch Staubgefäße gefunden, die noch stärker als in den typischen weiblichen Blüten, bis auf fädige Rudimente ohne Anthere, reduziert oder petaloid ausgebildet waren; hier und da fehlte ein Staubgefäß ohne Spur. Gelegentlich wurde auch das fünfte Staubgefäß in rudimentärem Zustand gefunden.

Es liegt die Frage nahe, ob sich bei ungleichmäßiger Ausbildung der Staubgefäße in derselben Blüte alle vier gleich verhalten, oder ob bestimmte häufiger von der Rückbildung betroffen werden. Schon Moewes (82, S. 205, Anm.) gibt, gestützt auf ein für heutige Begriffe viel zu spärliches Material von *Thymus Serpyllum*, an „daß, wenn sich in einer Blüte zwei fehlgeschlagene Staubgefäße finden,

1) Hier und da sieht es so aus, als ob der Besuch von *Thrips* Ursache des Kontabeszentwerdens sein könnte; ich habe aber gefunden, daß sich die kontabeszent werdenden Antheren schon vor der Öffnung der intakten Blüte von den normalen unterscheiden.

sie fast immer gleichnamig sind". Nur einmal fand er eine Blüte, „wo ein längeres und ein kürzeres Staubblatt gänzlich fehlten, während die beiden anderen sich normal ausgebildet zeigten". Willis hat (92, b, S. 20) diese Angabe im ganzen für richtig erklärt, seine eigenen Zahlen stimmen aber nicht recht dazu. „Out of 265 abnormal flowers, 179 had the abortion symmetrical. Of these, 142 were female, 26 had the two anterior (long) stamens missing, and 11 the two posterior (short)." Man darf aber doch die 142 weiblichen Blüten, in denen alle vier Staubgefäße abortierten, nicht einrechnen; bei ihnen kann ja die Rückbildung nicht anders als „symmetrisch" sein. So bleiben bei Willis nur 37 Fälle symmetrischer Rückbildung gegenüber 86 Fällen unsymmetrischer übrig.

Für *Satureia hortensis* haben meine Beobachtungen ergeben, daß jedes der vier Staubgefäße, für sich genommen, die gleichen Chancen hat, zu verkümmern. Das Material besteht aus 474 Blüten mit teilweise rückgebildetem Androeceum, ohne Wahl aus einer noch größeren Zahl derartiger Fälle herausgegriffen, und stammt teils von den schon erwähnten, zehnmal revidierten 390 Pflanzen (Material I), teils von den Samentöpfen, die den nicht für jene Versuche benutzten Rest der Aussaat enthielten (Material II), teils von einem später zu besprechenden Versuch (S. 149), bei dem vom 22. Juli bis 11. September 8 Pflanzen täglich revidiert wurden (Material III).

Tabelle 1 gibt zunächst an, wie sich das Gesamtmaterial auf die drei Hauptklassen: A mit einem, B mit zwei, C mit drei fehlgeschlagenen Staubgefäßen, verteilt. Dabei sind unter „fehlgeschlagen" hier wie im folgenden kontabeszente, rudimentäre, petaloid ausgebildete und fehlende Staubgefäße zusammengefaßt.

Tabelle 1.

	A	B	C	A, B, C zusammen
	Zahl der Blüten mit 1	2	3 fehlgeschlagenen Staubgefäßen	
Material I	45	91	92	228
„ II	30	11	11	52
„ III	72	71	51	194
Material I bis III . .	147	173	154	474
Willis (92, a, S. 350) für *Origanum vulgare*	18	46	31	95

Die drei Klassen sind ungleich groß, wenn auch unter sich ähnlicher als jene von Willis, die ich zum Vergleich daruntergesetzt habe, und die übrigens gleichsinnige Unterschiede zeigen (B > C > A). Daß bei Material II die erste Klasse am größten ist, hängt wohl damit zusammen, daß es ausschließlich aus den ersten Blüten der betreffenden Pflanzen besteht, während Material I und III sich fast über die ganze Blütezeit verteilen.

Wir fassen zunächst die drei Blütenklassen zusammen und geben in einer Diagrammform, die sich wohl von selbst erklärt, an, wie oft jedes der vier Staubgefäße rückgebildet war (oder ganz fehlte).

	hinten			
links	125	123	rechts	Material I.
	123	132		
	vorn			

Die beiden vorderen Staubgefäße waren demnach 255 mal, die beiden hinteren 248 mal rückgebildet; der Unterschied ist genau derselbe wie zwischen der linken (248) und der rechten Hälfte (255) der Blüten.

21	24	Material II.
21	22	

Hier waren die vorderen Staubgefäße 43 mal, die hinteren 45 mal betroffen, die rechte Hälfte der Blüte dagegen 46 mal, die linke 42 mal.

Material III. Versuchspflanzen:

A	C	B	D	zusammen
21 21	20 23	22 26	18 13	91 83
23 23	21 26	18 19	15 16	77 84
43 Blüten	48 Blüten	43 Blüten	33 Blüten.	

Kontrollpflanzen:

a	b	c	d	zusammen
2 1	1 3	4 3	5 4	12 11
0 1	2 2	3 4	5 4	10 11
4 Blüten	5 Blüten	9 Blüten	9 Blüten.	

Auch hier ist der Unterschied zwischen vorn und hinten in der Blüte nicht viel anders, als der zwischen rechts und links, und überhaupt so gering, daß er zufälliger Natur sein wird.

Das bisher mitgeteilte beweist, daß sämtliche 4 Staubgefäße, jedes für sich, gleich zum Schwinden neigen, es geht aber aus ihm noch nicht hervor, ob alle möglichen Kombinationen gleich gut verwirklicht werden können.

Schlägt in der Blüte nur ein Staubgefäß fehl, so sind vier Fälle möglich, wie sich das untaugliche, u, und die tauglichen, t, anordnen können. Sie müssen, wenn sich, wie wir oben fanden, alle Staubgefäße wirklich gleich leicht rückbilden, gleich häufig sein; das ist auch tatsächlich so gut der Fall, als es die Zahlen erwarten lassen können, die ziemlich klein sind, obschon jetzt die dreierlei Materialien zusammengefaßt sind.

Mögliche Fälle:	u t t t	t u t t	t t u t	t t t u
beobachtet:	34 mal	36 mal	32 mal	46 mal.

Der — immerhin vorhandene — Unterschied zwischen vorn und hinten in der Blüte (78 : 70) ist kleiner als der zwischen rechts und links (82 : 66).

Schlagen in der Blüte zwei Staubgefäße fehl, so sind sechs Fälle möglich, und wenn auch, wie wir sahen, jedes der Staubgefäße für sich allein gleich leicht rudimentär wird, ist damit noch nicht gesagt, daß alle diese sechs Kombinationen gleich oft vorkommen müssen.

Mögliche Fälle:	u u t t	u t u t	t u t u	t t u u	t u u t	u t t u
beobachtet:	36 mal	39 mal	46 mal	37 mal	7 mal	8 mal.

Man sieht sofort, daß zwei gleichnamige Staubgefäße (kurz und kurz oder lang und lang) nicht öfter (73 mal) rückgebildet waren, als zwei benachbarte ungleichnamige (kurz und lang, 85 mal), und daß die zwei vorderen, längeren nicht öfter (36 mal) betroffen wurden, als die zwei hinteren, kürzeren (37 mal). Die beiden diagonalen Stellungen der abortierenden Staubgefäße wurden dagegen auffällig selten beobachtet. Ein Zufall liegt nicht vor, dafür ist der Abstand der beiden Zahlen von den übrigen zu groß, und sie selbst dabei unter sich zu ähnlich, es müssen also diese Kombinationen wirklich schwieriger realisierbar sein. Der Grund ist wohl in dem zu suchen, daß bei ihnen die beiden rudimentär werdenden Organe am weitesten auseinander stehen.

Wenn endlich drei Staubgefäße in der Blüte fehlschlagen, so sind wieder vier verschiedene Fälle möglich.

Mögliche Fälle:	t u u u	u t u u	u u t u	u u u t
beobachtet:	34 mal	40 mal	39 mal	43 mal.

Auch hier ist kein wirklicher Unterschied zwischen den möglichen Fällen nachweisbar; jedenfalls ist der Unterschied zwischen rechts (83) und links (73) kaum kleiner wie der zwischen vorn (82) und hinten (74).

Man wird also sagen können, daß an und für sich jedes Staubgefäß gleich leicht rudimentär wird, daß aber, wenn eines einmal betroffen wird, die beiden direkt angrenzenden größere Chancen haben, auch fehlzuschlagen, als das vierte, diagonal gegenüberliegende Staubgefäß.

Auch bei jenen gynomonoecischen Individuen der *Scabiosa Columbaria*, die Blüten mit teilweise reduziertem Androeceum zeigten, fand ich keines der vier Staubgefäße besonders betroffen; es liegen mir aber einstweilen nur wenig Beobachtungen vor.

Bei den gynomonoecischen Individuen der Silenen, in deren Blüten die Staubgefäße nur teilweise fehlgeschlagen waren *(Silene inflata, orientalis, dichotoma)*, war dagegen, nach meinem freilich auch noch nicht sehr umfangreichen Material, ein bestimmter Quirl des obdiplostemonen Androeceum, der episepale, stärker von der Rückbildung getroffen. Ein Beispiel möge genügen. Bei einer Pflanze von *Silene orientalis* wurden nach und nach 55 Blüten untersucht. 23 hatten lauter untaugliche, 3 lauter taugliche Antheren, bei 29 waren 1 bis 9 Antheren ausgebildet, am häufigsten 2 (9 mal) und 1 (8 mal); 3 und 4 taugliche Antheren wurden je 3 mal, 5 und 6 je 2 mal, 7 und 9 je 1 mal beobachtet, 8 überhaupt nicht. Die Stellungsverhältnisse wurden nur bei 26 von diesen Blüten genau untersucht; statt der 260 tauglichen Antheren, die sie günstigstenfalls hätten ausbilden können, waren nur 72 vorhanden, und zwar 26 episepale und 46 epipetale. Die Bevorzugung der epipetalen hängt vielleicht damit zusammen, daß sie an der Basis mit den — stets erhaltenbleibenden — Petalen verwachsen sind, im Grunde also von der Ernährung.

Für die entsprechenden Blüten der gynomonoecischen Pflanzen des *Geranium pratense* und *G. silvaticum* liegen mir auch nicht viel Beobachtungen vor, soviel ist aber sicher — und geht auch aus Fig. 4 (S. 162) hervor —, daß beide Kreise des Androeceums getroffen werden.

Denkt man daran, daß sonst bei den Labiaten immer dasselbe Staubgefäßpaar, das hintere, die Tendenz zum Schwinden hat, und daran, daß bei den Caryophyllaceen und Geraniaceen eben-

falls immer derselbe Staubgefäßquirl, der epipetale, zum Schwinden neigt[1]), so wird man zunächst erwarten, daß sich auch bei den Zwischenstufen zwischen zwittrigen und weiblichen Blüten diese Tendenz geltend mache. Wenn das nicht der Fall ist, so geht daraus, meiner Ansicht nach, hervor, daß das Weiblichwerden der Zwitterblüte und die Entstehung von Sippen mit geringerer Staubgefäßzahl (wie zB. *Salvia, Drypis* und *Erodium* solche sind)[2]) zwei verschiedene Prozesse sind. Würde die *Satureia hortensis* diandrisch wie *Salvia*, so hätten wir eine neue Elementarart, wird sie (über das gynomonoecische Stadium) weiblich, so haben wir eine neue Geschlechtsform.

Wie zu erwarten ist, lassen sich auch bei androdioecischen Pflanzen Zwischenformen zwischen zwittrigen und männlichen Blüten finden, und zwar die korrespondierenden Stufen: entweder sind die Fruchtblätter alle nicht ganz rudimentär und zwar in derselben Blüte in gleichem Grade, oder es kommen sterilbleibende, selbst ganz rudimentäre und fertile gemischt im selben Köpfchen vor, und das in sehr verschiedenen Verhältnissen. Untersucht wurde *Geum intermedium*.

III. Die Periodizität in der Ausbildung der verschiedenen Blüten.

Die weiblichen Stöcke der *Satureia hortensis* werden uns hier nicht beschäftigen, da ja ihre Blüten alle während der ganzen Blütenzeit gleichwertig waren, dagegen wollen wir bei den gynomonoecischen untersuchen, wie sich die verschiedenen Blüten nach der Zeit ihres Auftretens verhalten.

Ich habe schon früher (05, S. 458) angegeben, daß die gynomonoecischen Stöcke zunächst fast rein zwittrig sind, daß aber nach und nach immer mehr teilweise und ganz weibliche Blüten auftreten, so daß die Stöcke schließlich nur mehr solche besitzen und, wenigstens physiologisch, rein weiblich sind. Die Beobachtungen dieses Sommers haben das im Grund bestätigt, aber noch gelehrt, daß zu allererst etwas mehr von den nicht oder nicht ganz zwittrigen Blüten

---

1) Von dem in seiner systematischen Stellung unsicheren, kronlosen *Colobanthus* mit alternisepalen Staubgefäßen (Eichler, Blütendiagramme, II, S. 108) können wir hier absehen.

2) Auf diesem Wege ist offenbar jene Sippe der *Sinapis arvensis*, bei der Göbel (04, S. 750) durch schlechte Ernährung vom Boden aus die Neigung der beiden kurzen Staubgefäße zur Rückbildung sehr steigern konnte.

gebildet werden können, so daß im allgemeinen deren Kurve zunächst etwas fällt, um dann allmählich bis zum Schluß anzusteigen[2]).

Das Material war dasselbe, über das schon im I. Abschnitt (S. 128) berichtet wurde; es bestand also aus 390 Pflanzen in Töpfen, die alle Wochen, vom 10. Juli bis 4. September, einmal revidiert wurden; diesen 9 allgemeinen Untersuchungen ging eine erste voraus, die bei jeder einzelnen Pflanze an dem Tage vorgenommen wurde, an dem sie die erste Blüte zeigte.

Die 10 Einzelversuche, auf die sich die 390 Pflanzen verteilten, sind zunächst zusammengefaßt.

Für die in den Anhang verwiesene tabellarische Zusammenstellung (B, S. 166) und für die umstehend gegebene graphische Darstellung wurden neben den beiden Hauptblütenformen, der zwittrigen (I) und der weiblichen (IV), zwei weitere unterschieden, die zwittrige mit teilweise kontabeszenten oder rudimentären Staubgefäßen (II), und die zwittrige mit lauter kontabeszenten Staubgefäßen (III). Während jene Blüten, zum mindestens in einzelnen Theken, wenigstens anscheinend normalen Pollen lieferten, also noch zu den Zwitterblüten im weitesten Sinne gerechnet werden konnten, waren diese physiologisch zu den weiblichen Blüten zu rechnen.

Die Kurven sprechen für sich. Man sieht auf den ersten Blick, daß jede der vier unterschiedenen Blütenformen ihre eigene Kurve mit besonderem Gipfel hat.

Nur vollkommene Zwitterblüten und nur echte weibliche Blüten sind bei keiner Revison beobachtet worden. Die Kurve der reinen Zwitterblüten steigt zunächst noch an, um erst in der Mitte der Beobachtungszeit ihren Gipfel zu erreichen und dann gleichmäßig fast auf Null zu sinken. Ihre anfängliche Depression beruht im wesentlichen auf dem Auftreten unvollkommener Zwitterblüten, deren Kurve eine „halbe" ist, wie die der weib-

---

2) Inzwischen hat auch Burck (06, p. 798, 801) *Satureia hortensis* als Versuchsobjekt gewählt und (nachdem ich das oben geschilderte Verhalten schon beschrieben hatte) mit aller Bestimmtheit den diametral entgegengesetzten Verlauf der Kurve behauptet: „. . . begins its period of flowering with producing bisexual flowers only, that not until later, when the plant has grown stronger, a few female flowers appear among the bisexual ones, that their number gradually increases in the following days untill a definite maximum is reached, after which it gradually decreases again until at the end of its flowering-period the plant again produces bisexual flowers only" (von mir gesperrt). Dagegen hat er aus seinen Beobachtungen an andromonoecischen Umbelliferen ganz richtig den Schluß gezogen, daß in Dolde und Döldchen die Zwitterblüte stets den Platz innehabe, der mit Hinsicht auf die Ernährung am vorteilhaftesten sei.

lichen Blüten. Die Zwitterblüten mit lauter kontabeszenten Staubgefäßen treten nur kurze Zeit, gegen das Ende der Beobachtungszeit, dann aber auf einmal sehr stark hervor[1]).

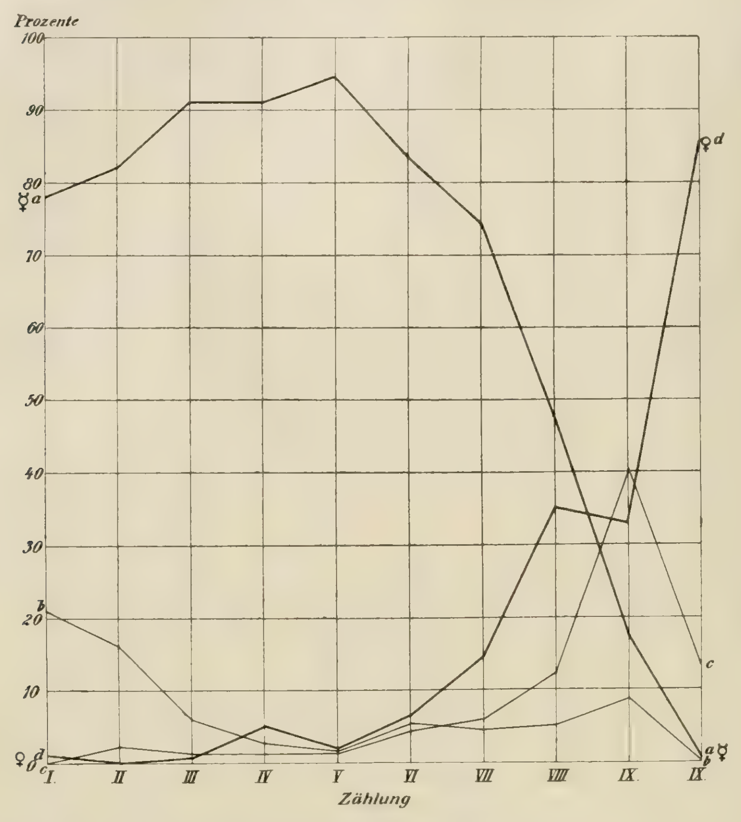


Fig. 2. *Satureia hortensis.*

Kurven der viererlei Blütenklassen der gynomonoecischen Stöcke, von Ende Juni bis Anfang September, nach den Prozentzahlen (für die bei jeder Zählung überhaupt gefundenen Blüten berechnet) konstruiert.

Kurve *a* = reine Zwitterblüten (Klasse I).
„ *b* = Zwitterblülten mit teilweise verkümmerten Staubgefäßen (Klasse II).
„ *c* = Zwitterblüten mit lauter kontabeszenten Staubgefäßen (Klasse III).
„ *d* = echte weibliche Blüten (Klasse IV).

1) Erst nach Abschluß aller Beobachtungen wurden die für jeden Stock getrennt notierten Ergebnisse zusammengestellt, dadurch wären die Folgen einer Voreingenommenheit bei der Bestimmung der Blüten, die ja nur bei Klasse III und IV einen Einfluß hätte haben können, sehr reduziert worden. In der Tat habe ich den charakteristischen Verlauf der Kurve *c* für Klasse III erst beim Zusammenstellen erkannt.

Hätten die Beobachtungen auch nach dem 4. September fortgesetzt werden können, so hätten sich die Verhältniszahlen nicht mehr viel geändert. Die Kurve der echten weiblichen Blüten wäre noch etwas gestiegen, um dann, vielleicht mit kleinen Schwankungen, so weiter zu verlaufen; es wären stets noch ganz verkümmerte Zwitterblüten und einzeln unvollkommene und typische Zwitterblüten aufgetreten. Es lehren das zunächst die Beobachtungen, auf die die Kurven der Fig. 3 (S. 151) konstruiert sind (Kurve *b* bezieht sich auf die echten weiblichen, Kurve *a* auf die echten weiblichen und vollkommen verkümmerten Zwitterblüten zusammen); sie reichen aber auch nur eine Woche weiter. Dagegen wurden 1905 die Beobachtungen bis gegen Ende September ausgedehnt, und heuer die am 11. September abgebrochenen Anfang Oktober nochmals aufgenommen, ohne daß bei dem gleichmäßigen Verhalten aller Stöcke, die noch blühten, genaue Zählungen gemacht wurden.

Die 390 Pflanzen, die die Daten für die Fig. 2 geliefert haben, gehörten 10 verschiedenen Versuchen an. Einer davon stellte nur 3 Individuen (Vers. 11, 06, S. 463), die anderen neun meist 36. Obwohl so das Material ziemlich klein ist, habe ich doch für jeden dieser 9 Einzelversuche die bei den Revisionen ermittelten Zahlen besonders zusammengestellt und berechnet. Die Tabellen (C bis F) stehen im Anhang (S. 167), sie geben, der Kürze halber, nur die Prozentzahlen. Es geht aus ihnen hervor, daß in jedem Einzelversuch die Kurven stets im großen und ganzen denselben Verlauf haben. Fast immer fällt der Gipfel der reinen Zwitterblüten (Tabelle C) auf die fünfte Zählung (31. Juni), nur zweimal auf die vierte (Vers. 1 u. 9), der Gipfel der echten weiblichen (Tabelle F) stets auf die zehnte, der Gipfel der Zwitterblüten mit lauter kontabeszenten Staubgefäßen (Tabelle E) stets auf die neunte (28. August); bei den unvollkommen zwittrigen Blüten liegt bei zwei Versuchen (9, 12) der Gipfel bei der zweiten statt bei der ersten Zählung. Im speziellen zeigen freilich die Kurven der Einzelversuche Verschiedenheiten, die wahrscheinlich nicht alle rein zufälliger Natur sind, doch sind die Gesamtzahlen der Blüten jedes Versuches (zwischen 1757 und 3114) für eine genaue Entscheidung wohl zu gering.

Einstweilen liegen mir für keine andere gyno- oder andromonoecische Pflanze so umfangreiche Beobachtungen vor; es scheint mir aber sicher, daß der Verlauf der Kurve der echten Zwitterblüten überall im Prinzip ähnlich ist. Vergleichen wir zB. *Geranium*

pratense, für das ich in Tabelle 2 einige Beobachtungen zusammengestellt habe. Sie beziehen sich auf eine Pflanze, die 1905 von Anfang bis zu Ende der Blütezeit fast täglich kontrolliert worden war. Die Blüten waren teils rein zwittrig, teils rein weiblich, teils zeigten sie taugliche und untaugliche Staubgefäße nebeneinander.

Tabelle 2.

	Mai								Juni					
Datum	22.	25.	26.	27.	28.	29.	30.	31.	1.	2.	3.	4.	6.	7.
Zahl der Blüten	4	3	3	7	7	11	14	18	11	16	15	17	12	2
Zahl der tauglichen Antheren	0	4	5	6	28	95	133	165	91	145	150	170	82	10
Prozentzahl d. taugl. Anther.	**0**	**13**	**17**	**9**	**40**	**86**	**95**	**92**	**83**	**91**	**100**	**100**	**75**	**50**

Die letzte Zeile gibt an, wie viele von den Staubgefäßen, die bei der gegebenen Blütenzahl überhaupt möglich sind, normal ausgebildet waren, in Prozenten; 100 % bedeutet also, daß sämtliche Blüten normal zwittrig, 0 %, daß sie alle weiblich waren.

Die Kurve der normalen Staubgefäßbildung fängt also bei dem gynomonoecischen *Geranium pratense* mit 0 an, steigt allmählich auf ein Maximum und senkt sich gegen das Ende der Blütezeit wieder; sie ist der Kurve der normalen Zwitterblüten bei *Satureia hortensis* spiegelbildlich gleich: Bei *Geranium* wird die Mehrzahl der weiblichen Blüten am Anfang, bei *Satureia* am Ende der Blütezeit gebildet; dazwischen liegt stets das Maximum der Zwitterblüten[1]). Dieser Unterschied zwischen *Geranium* und *Satureia* muß erblicher Natur sein, auch wenn Ernährungsdifferenzen bestimmen, ob eine Blütenanlage zwittrig oder eingeschlechtig wird; vererbt wird dann eben, daß das eine Mal mehr die ersten, das andere Mal mehr die letzten Blüten schlechter ernährt werden. Von Bedeutung ist wohl auch der frühere Beginn und die relativ kurze Dauer der Blütezeit des *Geranium* der *Satureia* gegenüber, schon der äußeren Einflüsse wegen.

Ähnlich wie bei *Geranium* wird auch bei den gynomonoecischen Stöcken der *Silene inflata* (05, S. 454) die Kurve verlaufen[2]), wo jedenfalls die ersten Blüten am meisten weiblich sind, ferner bei

1) Eine kleine Verschiebung würde die Kurven der Zwitterblüten, wie sie *Satureia* und *Geranium* zeigen, zu halben machen; auch solche Fälle sind bekannt.

2) Und wohl auch, nach den Beobachtungen von Günthart (04, S. 207) bei *Scabiosa lucida*, soweit die Köpfchen gynomonoecisch sind.

Plantago lanceolata, wo umgekehrt in den gynomonoecischen Ähren stets die letzten, oft auch die allerersten Blüten weiblich sind, bei *Echium vulgare*, und nicht anders ist es auch bei den andromonoecischen Stöcken des *Geum intermedium*. Ja der Verlauf der Kurve scheint auch bei den trimonoecischen Pflanzen der gleiche zu sein, wobei dann wohl gewöhnlich die erstgebildeten Blüten weiblich, die letztgebildeten männlich sind, und die Zwitterblüten dazwischen stehen, wie es zB. bei *Dimorphotheca pluvialis* unter den Kompositen[1]), bei *Lilaea* unter den Juncagineen[2]) und bei gewissen *Myriophyllum*-Arten[3]) der Fall ist[4]).

In den eben genannten Fällen (bei *Dimorphotheca, Lilaea, Myriophyllum)* fällt die zeitliche Entwicklung der Blüten mit ihrer räumlichen Aufeinanderfolge an der einfachen Abstammungsachse zusammen. Auch bei *Geum intermedium* ist noch leicht festzustellen, daß der Ort in der sehr locker trugdoldigen Infloreszenz bestimmt, ob die Blüte zwittrig oder männlich ausfällt. Ist der Stock nur schwach andromonoecisch, so sind im allgemeinen an jedem Blütensproß die ersten und mittleren Blüten zwittrig, die letzten männlich, ist er stärker andromonoecisch, so treten gleich zuerst auch einige männliche Blüten auf, und bei stark andromonoecischen, fast rein männlichen Stöcken sind nur noch einige Blüten, zwischen lauter männlichen, zwittrig. Bei den Labiaten ist das

---

1) Das geben schon die systematischen Werke, zB. Hoffmann (1901, in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., IV. Teil, 5. Abt., S. 306) richtig an; ob auch die ♂ Blüten in der genetischen Spirale ganz regelmäßig auf die ⚥ folgen, wie diese auf die ♀, oder ob kleine Unregelmäßigkeiten vorkommen, habe ich noch nicht genau geprüft, wahrscheinlicher ist letzteres. — M. von Üxküll-Gyllenband (01) hat aus ihren Untersuchungen das Gesetz abgeleitet, im Kompositenköpfchen stünden die zwittrigen Blüten immer zentral, und bei Trimonoecie sei die Reihenfolge von außen nach innen: ♀, ♂, ⚥. *Dimorphotheca* ist ihr leider unbekannt geblieben; *Leontopodium* und *Anaphalis*, für die speziell obiges Verhalten angegeben wird, wären vielleicht doch einer erneuerten Untersuchung wert.

2) Hieronymus, in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., II. Teil, Abt. 1, S. 226.

3) Petersen, Halorrhagidaceae, ibid. III. Teil, Abt. 7, S. 234.

4) Hieraus könnten sich dann durch völliges Schwinden der zwittrigen Blüten die Infloreszenzen mancher monoecischer Pflanzen entwickelt haben, bei denen die weiblichen Blüten unten, die männlichen oben stehen. Das umgekehrte Verhalten (männliche Blüten unten, weibliche oben) könnte aus einer Trimonoecie mit der Reihenfolge ♂, ⚥, ♀ entstanden sein, für die ich freilich gerade kein Beispiel wüßte. Beiderlei Verhalten der Infloreszenzen kann jedoch auch aus der polygamen Grundform mit halben Kurven (Anm. 1, S. 140) abgeleitet werden, der andro- oder gynomonoecischen, indem die zunächst noch zwittrigen Blüten später eingeschlechtig werden. So mag sich zB. *Akebia* verhalten.

nicht so deutlich; sicher ist aber, daß bei *Satureia* in jedem Halbquirl die Mittelblüte zwittrig, die Seitenblüten gerne weiblich sind[1]) — wie das schon A. Schulz (88) für verschiedene andere Gattungen angibt —, daß ferner die alleruntersten, blütenärmeren Halbquirle jedes Sprosses, und auch wohl die obersten, mehr weibliche Blüten hervorbringen, als die dazwischenliegenden[2]).

Es wird auch kein Zufall sein, daß bei den gynomonoecischen Pflanzen der erste Gipfel der Gesamtblütenproduktion mit dem Gipfel der Zwitterblüten, der zweite mit dem der weiblichen Blüten zusammenfällt, wie ein Vergleich von Fig. 1 mit Fig. 2 sofort lehrt.

Der Ort in der Infloreszenz entscheidet wohl nur dadurch über die Natur der Blüte, daß er die Entwicklungsbedingungen günstiger oder ungünstiger gestaltet, und zwar entstehen bei günstiger Ernährung die zwittrigen, bei ungünstiger die eingeschlechtigen, männlichen oder weiblichen Blüten[3]). Denn daß es sich bei den eingeschlechtigen Blüten um Entwicklungshemmungen zwittriger handelt, kann nicht bezweifelt werden; es widerspricht das auch nicht einer Entstehung durch progressive Umbildung[4]).

Daß die erstgebildeten Blüten eines Sproßsystemes durchaus nicht immer die besternährten sind, zeigt ihr nicht seltenes Versagen, das ich zB. bei *Bryonia* oft beobachtete, wo die Knospen der ersten Infloreszenzen gerne vor der Entfaltung absterben.

Das Aufspüren des Zeitpunktes, wo das Auseinandergehen in der Entwicklung bei dem normalen Staubgefäß der Zwitterblüte und dem rudimentären der weiblichen auch äußerlich kenntlich wird,

---

1) Ich fand nicht nur die einfachen Wickel, die in der Literatur für *Satureia* angegeben werden (Eichler, Blütendiagramme, Bd. I, S. 231), sondern auch Doppelwickel, wenngleich mit Förderung aus dem β-Vorblatt.

2) So einfach, wie Breitenbach (81, S. 206) die Sache für *Nepeta* angibt: „am unteren Ende des Zweiges nur große hermaphroditische, an der Spitze nur kleine weibliche Blüten", liegt sie jedenfalls nicht.

3) Burck (06, S. 811) nimmt für die ♀ Blüten das Gegenteil an. Düsings Annahme (84), besonders gute Ernährung bedinge die Ausbildung des weiblichen, schlechte die des männlichen Geschlechts, hat mit unserem Problem kaum etwas zu tun, schon deshalb, weil es sich hier nicht, wie bei Düsing, um den Gegensatz männlich-weiblich, sondern um jenen eingeschlechtig-zwittrig handelt.

4) Wenn, wie am auffallendsten bei *Catasetum*, nicht bloß eine Reduktion, sondern auch eine wirkliche Umbildung der Blütenhülle mit der Ausbildung der eingeschlechtigen Form zusammenfällt, stößt es die prinzipielle Richtigkeit obigen Satzes nicht um. Wenn dagegen bei den weiblichen Köpfen der *Knautia* die Randblüten weniger strahlen, als bei den zwittrigen Köpfen, so liegt wohl nur ein einfacher Ernährungseinfluß vor.

stößt bei *Satureia* insofern auf Schwierigkeiten, als man bei den gynomonoecischen Pflanzen eigentlich nie ganz sicher ist, wozu ein Entwicklungsstadium gehört. Soviel scheint aber, wie schon bemerkt wurde (S. 131), sicher, daß es auch in den rudimentären Antheren noch zur Ausbildung der Pollenmutterzellen kommt. Sicherer und auch bequemer ist die Entwicklung zB. bei *Silene dichotoma* zu verfolgen. Da sieht man, daß sich die Blüten der weiblichen Stöcke von denen der zwittrigen schon auf einem sehr frühen Stadium unterscheiden; Knospen mit etwa 1 mm langem Kelch zeigten schon entweder das Gynaeceum oder das Androeceum merklich stärker entwickelt. In den Antherenrudimenten der weiblichen Blüten kommt es auch noch zur Ausbildung der Pollenmutterzellen. Die raschere Entwicklung des Gynaeceum in den weiblichen Blüten hält auch weiterhin an und bedingt, daß bei ihnen die Dichogamie viel schwächer ausgeprägt ist, d. h. daß das Zeitintervall zwischen Aufblühen und weiblichem Stadium sehr abgekürzt ist. Das ist schon Willis bei einem Teil seiner *Origanum*-Stöcke aufgefallen und ist auch bei *Silene inflata*, Dipsaceen und Geraniaceen sehr deutlich.

Die ganze Frage nach dem Einfluß innerer und äußerer Faktoren auf die Geschlechtsausbildung wird am Schluß des nächsten Abschnittes nach der Besprechung der Experimente nochmals berührt werden (S. 153), hier soll noch ein anderes Problem gestreift werden: ob es in der gynomonoecischen Individuenklasse der *Satureia hortensis* „Linien“ (im Sinne Johannsen's) gibt, die sich deutlich hervorheben.

In Tabelle 3 (S. 143) sind für jeden der schon wiederholt verwerteten 9 Versuche die Zahlen der Blüten in den vier unterschiedenen Klassen zusammengestellt. Jeder Versuch umfaßt Pflanzen anderer Herkunft; bei Versuch 3, 4, 8, 9, 10, 14 stammen sie von je einer Pflanze ab, bei 12 und 13 von je drei, bei 1 von ziemlich vielen.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchen sind ziemlich beträchtlich, und für die zwittrigen und weiblichen Blüten wenigstens sind die Zahlen so groß, daß die Differenzen kaum zufälliger Natur sind. Die äußeren Einflüsse trafen alle Pflanzen annähernd gleichmäßig, und da das Material der verschiedenen Versuche verschiedener Herkunft ist, werden die Unterschiede wohl erblich sein, „Liniencharakter“ haben. Wir haben schon gesehen (S. 139), daß solche Linien wahrscheinlich auch nach dem Verlauf der Kurven für die einzelnen Blütenklassen (nicht bloß für die

Zahlen der überhaupt in eine Klasse gehörenden Blüten) unterschieden werden müssen, und an anderer Stelle (06, S. 473) habe ich wahrscheinlich gemacht, daß sich auch nach der Prozentzahl, in der die Pflanzen neben ihresgleichen auch die andere Geschlechtsform hervorbringen, erblich verschiedene Linien unterscheiden lassen.

Tabelle 3.

Nummer des Versuchs (06, S. 462 u. 463)	Gesamtzahl	Klasse I rein zwittrig	Klasse II zwittrig, Antheren z. T. verkümmert	Klasse III zwittrig, Antheren alle kontabeszent	Kl. IV echt weiblich	Klasse I rein zwittrig in %	Klasse II zwittrig, Antheren z. T. verkümmert in %	Klasse III zwittrig, Antheren alle kontabeszent in %	Kl. IV echt weiblich in %
8	1862	1183	139	166	374	63,5	7,5	8,9	20,1
9	1918	1147	115	228	428	59,8	6,0	11,9	22,3
10	1757	971	96	139	551	55,3	5,5	7,9	31,3
12	2131	1335	95	167	534	62,7	4,5	7,8	25,1
13	2005	1255	88	265	397	62,6	4,4	13,2	19,8
14	1927	1225	120	181	401	63,6	6,2	9.4	20,8
1	3074	1916	71	305	819	61,6	2,3	9,8	26,3
3	3625	1961	115	259	1290	54,1	3,2	7,1	35,6
4	1962	1229	66	195	472	62,5	3,3	9,9	24,4
					Mittel	**60,2**	**4,7**	**9,3**	**25,9**
					Minimum	54,1	2,3	6,4	19,8
					Maximum	62,7	7,5	13,2	35,6

Innerhalb des einzelnen Versuches wird man bei den Einzelpflanzen teils wieder Linienunterschiede erwarten dürfen, teils weitgehende Übereinstimmung, wenn sie derselben Linie angehören. Bei den oben verwendeten Versuchen wurden von jeder Pflanze etwa 50 Blüten untersucht, wohl eine zu geringe Zahl, um darauf Schlüsse bauen zu können. Ein größeres Material liegt mir nur für 8 Pflanzen vor, die, zu Versuch 1 gehörig, zu einem besonderen Experiment (S. 149) verwendet und vom 22. Juli bis 11. September täglich untersucht wurden; es ist in der nebenstehenden Tabelle 4 zusammengestellt.

Vergleichbar sind untereinander nur die mit großen und die mit kleinen Buchstaben bezeichneten Pflanzen. Diese sind schon wegen der relativ kleinen Zahlen wenig beweisend; jene zeigen dagegen eine ganz auffällige Übereinstimmung, aus der wohl die Zugehörigkeit zu einer Linie hervorgeht.

Tabelle 4.

Zeichen der Pflanze	Gesamtzahl der Blüten	Klasse I rein zwittrig	Klasse II zwittrig, Staubgefäße z. T. verkümmert	Klasse III zwittrig, Staubgefäße alle kontabeszent	Kl. IV echt weiblich	Klasse I in %	Klasse II in %	Klasse III in %	Kl. IV in %
a	467	329	14	19	105	70	3	4,1	22
b	290	207	8	29	46	71	3	10	16
c	185	185	16	17	76	63	5	6	26
d	486	314	20	45	107	65	4,1	9,2	22
A	824	458	55	5	306	56	7	0,6	37
B	737	418	42	3	274	57	6	0,4	37
C	663	362	53	3	245	55	8	0.5	37
D	643	345	40	4	254	54	6	0,6	39,5

IV. Die Beeinflussung der Periodizität durch Eingriffe von außen.

Nachdem sich herausgestellt hatte, daß sich unter den gewöhnlichen Entwicklungsbedingungen bei den gynomonoecischen Stöcken der *Satureia* das Zahlenverhältnis der verschiedenen Blütenklassen während der Blütezeit stetig verschiebt, als Ganzes genommen aber doch ziemlich konstant ist, tauchte die Frage auf, ob sich durch Abänderung der Entwicklungsbedingungen Verschiebungen erreichen lassen. Daß die Antwort bejahend ausfallen würde, war bestimmt vorauszusagen.

Zunächst sei aber bemerkt, daß die weiblichen Pflanzen der *Satureia* allen Versuchen der Art widerstanden haben. Obwohl sie auch die Anlage enthalten müssen, zwittrige Blüten hervorzubringen, war diese doch nicht zur Entfaltung zu bringen. Die weiblichen Pflanzen der *Satureia* verhalten sich also genau wie die weiblichen Individuen einer dioecischen Art, die man auch noch nicht hat „umstimmen“ können (vgl. dazu Strasburger, 1900). Wenn die weibliche Form noch nicht so rein ausgeprägt ist, was nach Willis' Beobachtungen bei *Origanum* der Fall zu sein scheint, mögen äußere Einflüsse wirksamer sein. Wenn aber dieser Forscher einen als weiblich aus dem Freien in den Garten verpflanzten Stock zwar weiterhin weiblich blühen, im Jahre darauf jedoch zunächst soviel Zwitterblüten tragen sah, wie ein normaler zwittriger Stock hervorbringt, so war nach dem, was wir jetzt wissen, der Stock

gewiß gynomonoecisch und beim Versetzen schon im weiblichen Stadium gewesen, und nicht richtig weiblich; er wurde nach Willis ja auch im zweiten Jahre schließlich wieder im wesentlichen weiblich und blieb so bis zum Schluß der Blütenzeit.

Dagegen hält es nicht schwer, nachzuweisen, daß sich bei den gynomonoecischen Pflanzen das Verhältnis der verschiedenen Blüten ändern läßt. Diese ungleiche Beeinflußbarkeit wird dadurch auffällig, daß sich, wie ich nachgewiesen habe, die beiden Geschlechtsformen, die gynomonoecische und die weibliche, in der Treue, mit der sie sich auf die Nachkommen überliefern, nicht wesentlich unterscheiden (04—06). Plastizität unter den äußeren Einflüssen und Vererbungstreue laufen also nicht parallel.

Eine solche Beeinflußbarkeit hat schon Gaertner (44, S. 124) bei der (gynodioecischen) *Silene noctiflora* angenommen: Als er von drei fruchtenden Individuen, die von Anfang an nur normale Zwitterblüten getragen hatten (?), alle Kapseln weggschnitt, bildeten sich binnen 14—20 Tagen eine Menge neuer Blüten, von denen aber bei weitem der größte Teil „kontabeszierte" Staubgefäße besaß. Später wurden mehr normale Blüten gebildet, und schließlich waren nur mehr solche vorhanden. Daß hier Ernährungseinflüsse wirkten, ist sicher. Später hat zB. H. Müller (81, S. 42) die Ausbildung der männlichen Blüten bei *Veratrum album* auf „geschwächten Nahrungszufluß" zurückgeführt, und F. Ludwig (85, b, S. 234) für einen Teil der „Gynodimorphisten" angegeben, daß Entziehung der Bodennahrung, Dichtsaat oder die Fruchtbildung eine Reduktion der Korolle und der Staubgefäße zur Folge habe, die zur Kleistogamie, oder zum Gynodimorphismus, zu monoecischem oder dioecischem, führe. „Bei nachträglicher Zuführung reichlicher Nahrung (oder indirekt bei Ausjäten der Dichtsaat, bei Entfernung der Fruchtzweige) kommen nicht selten wieder normale offene Zwitterblüten zum Vorschein". Auch Willis (92, b) hat den Versuch gemacht, bei *Origanum* durch Umwickeln mit Bindfaden die Bildung anormaler Blüten zu veranlassen, und konnte einen gewissen Erfolg verzeichnen, dessen Deutung mir nicht ganz klar zu sein scheint[1]). Fast gleich-

---

1) Ausgehend von der Beobachtung, daß sich bei *Origanum* weibliche und Übergangsblüten am häufigsten an den Seitenzweigen fanden, band er 10 Tage vor Beginn der Blüte einen Bindfaden fest in der Mitte um die Hauptachse der Infloreszenz, um so „lack of nutriment" in der oberen Hälfte hervorzurufen. Die obere Hälfte der Infloreszenz der einzigen Pflanze, die diese Prozedur aushielt, brachte unter 137 Blüten 17, die

zeitig hat aber Vöchting (93, S. 17 des S.-A.) bei seinen bekannten Versuchen über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten für *Mimulus Tilingi* exakt festgestellt, daß die unter dem Lichtentzug eintretende Reduktion die Staubgefäße stärker trifft, als das Gynaeceum.

Bei *Satureia* haben mich schon Beobachtungen an den Kulturen der Jahre 1904 und 1905 den Einfluß der Gesamternährung auf das Geschlecht der Blüten kennen gelehrt. Sie sind z. T. in Tabelle 5 (S. 147) zusammengestellt.

Wenn die Pflanzen, die bei der einmaligen, sehr spät (Anfang bis Mitte September, 04, S. 510) durchgeführten Untersuchung weiblich gefunden wurden, im Durchschnitt zwergig waren und doch dieselben Anlagen besaßen, wie die großen, zwittrigen Pflanzen — die annähernd gleiche Nachkommenschaft beweist das —, so muß der (nicht erbliche, nur) durch äußere Bedingungen veranlaßte Zwergwuchs und die Bildung der weiblichen Blüten in Zusammenhang stehen, dieselbe Ursache haben.

Tabelle 5.

Nachkommen ± zwittriger Pflanzen, 1904 bei einmaliger Untersuch. gefunden:	Durchschnittgewicht einer Pflanze	Nachkommenschaft 1905	
		± zwittrig	weiblich
Mit normalen Zwitterblüten, Zwitterblüten mit geschrumpften Antheren und weiblichen Blüten	15,7 g (107 Pflanzen)	246	3
Mit Zwitterblüten mit geschrumpften Antheren und weiblichen Blüten	7,7 g (110 Pflanzen)		
Nur mit weiblichen Blüten	2,0 g (133 Pflanzen)	152	24

1906 wurde ein Teil der *Satureia*-Keimlinge in Töpfe pikiert, der Rest mußte sich in den Saattöpfen dichtgedrängt (bis zu 260 Pflanzen in einem Topf von 17 cm lichter Weite) weiterentwickeln. Es konnten also relativ gut genährte und schlecht genährte Individuen verglichen werden; nur jene wurden wiederholt genau geprüft, diese nur einmal nach der ersten Blüte revidiert, dann entfernt. Das Ergebnis ist in Tabelle 6 zusammengestellt.

---

untere unter 98 eine nicht zwittrige Blüte hervor. Die Operation entspricht ungefähr einem Ringelschnitt, dessen Erfolg sich nur beurteilen ließe, wenn die photosynthetische Leistungsfähigkeit der beiden Abschnitte bekannt wäre.

Tabelle 6.

Nummer des Versuches (06, S. 462 u. 463)	Pikierte Pflanzen		Pflanzen der Saattöpfe	
	± zwittrig	weiblich	± zwittrig	weiblich
1	66	—	151	11
3	64	—	129	5
9	37	—	27	1
10	36	—	261	8
12	38	—	173	15
13	38	—	152	5
14	36	—	27	—
	315	—	920	45

Wenn die 45 weiblich gefundenen Pflanzen in den Saattöpfen alle wirklich der Anlage nach weiblich gewesen wären, so hätten auch unter ihren **315** gut ernährten Geschwister-Pflanzen etwa 15 weibliche gefunden werden müssen. Denn daß gute Ernährung auf echt weibliche Pflanzen ohne Einfluß bleibt, sie nicht zwittrig macht, steht fest. Statt dessen waren es lauter ± zwittrige Pflanzen. Die schlechte Ernährung in den Saattöpfen mußte also wenigstens bei einem guten Teil der 45 die Ausbildung weiblicher statt zwittriger Blüten verursacht haben, einige mögen wirklich, auch der Anlage nach, weiblich gewesen sein.

Wiederholt ließ sich auch bei *Silene inflata* und *Geum intermedium* beobachten, daß im ersten Jahr, in dem die Pflanze zur Blüte kam, die Zahl der eingeschlechtigen Blüten größer ausfiel als im zweiten, wo sie schon mehr erstarkt war.

Ich konnte aber auch bei *Satureia* direkt die Ausbildung weiblicher Blüten veranlassen, genauer gesagt, den Eintritt des weiblichen Stadium der gynomonoecischen Pflanze beschleunigen, und die Folgen dieses Eingriffes wieder aufheben. Eine Anzahl Pflanzen aus den Freilandbeeten, die nach der ersten Blüte als ± zwittrig bestimmt worden waren, wurden einzeln eingetopft und in dem leeren Kalthaus unter das Tablett, fast genau unter die Kante, die von Ost nach West verläuft, in einer Reihe aufgestellt. Sie befanden sich so, gegenüber den im Freien kultivierten Pflanzen, in stark herabgesetzter Beleuchtung, erhielten vor allem kein direktes Sonnenlicht. Als sie nach etwa einem Monat (Anfang August) gut eingewurzelt waren, trugen sie lauter weibliche Blüten oder zwittrige mit lauter kontabeszenten Antheren (Klasse III), nur bei einer Pflanze fand ich eine Zwitterblüte von normalem Bau. Gleich-

zeitig hatte bei den im Freien in Töpfen kultivierten Stöcken die Kurve der Zwitterblüten den Gipfel erreicht. Die Versuchspflanzen wurden nun auch ins Freie neben jene gebracht, worauf zunächst die Zahl der Blüten sehr stark zunahm, ohne daß sich ihr Charakter geändert hätte; gegen Ende August stellte sich aber doch wieder eine, wenn auch nicht sehr bedeutende Zunahme der zwittrigen Blüten ein. Genaue Zahlen kann ich nicht geben, weil die zwittrigen Blüten zwar gezählt, die weiblichen aber meist nur geschätzt wurden; die Prozentzahl der zwittrigen mag aber im Freien von 0 oder fast 0 wieder auf 5 bis 10 gestiegen sein.

Der Versuch hätte natürlich noch viel schlagender angestellt werden können, auch ist unklar, wieviel von dem Erfolg auf Rechnung der herabgesetzten Beleuchtung und auf Rechnung der schweren Schädigung des Wurzelsystems gesetzt werden muß; er wird aber einstweilen genügen, um prinzipiell zu zeigen, daß eine Herabsetzung der Ernährung (im weiteren Sinne) die Ausbildung eines normalen Androeceum hintanhalten kann.

Den umgekehrten Erfolg, die Ausbildung einer größeren Zahl normaler Zwitterblüten, suchte ich durch bessere Ernährung der einzelnen Blütenanlagen zu erzielen. Das beste Mittel dazu schien mir die Unterdrückung der Fruchtbildung zu sein. Es wurden am 23. Juli acht schon etwa zwei Wochen in Blüte stehende Pflanzen ausgewählt, die zu je vier in ziemlich großen Töpfen standen, gleicher Abkunft waren und annähernd gleich groß waren. In jedem der zwei Töpfe wurden die stärkste und die schwächste Pflanze als Kontrollpflanzen (a, b, c, d), die beiden anderen, mittleren als Versuchspflanzen (A, B, C, D) benutzt. Die Blüten wurden bis zum 11. September täglich untersucht und gezählt, nur am 5. August war das nicht möglich. Dabei wurde bei den Kontrollpflanzen der Mittelzipfel der Kronunterlippe weggeschnitten[1]), bei den eigentlichen Versuchspflanzen aber die ganze Blüte mit einer feinen Schere entfernt. Trotz aller Vorsicht war doch nicht zu vermeiden, daß gelegentlich einige Knospen beschädigt wurden. Das Resultat ist in zwei Tabellen des Anhangs (H für die Kontrollpflanzen, G für die behandelten Pflanzen) und zum Teil in der umstehenden Fig. 3 in Kurvenform niedergelegt. Außer der Klasse der vollkommenen Zwitterblüten (I) und der Klasse der echten weiblichen Blüten (IV) ist hierbei (die Einzelaufnahmen sind noch genauer)

1) Es geschah das, damit dieselbe Blüte nicht zweimal gezählt werden konnte.

wieder nur die Klasse der Zwitterblüten mit teilweise verkümmertem Androeceum (II) und jene der Zwitterblüten mit ganz kontabeszentem Androeceum (III) unterschieden worden. Außerdem wurden (bei Tabellen und Kurven) immer die Beobachtungen von drei Tagen zusammengefaßt, um größere und deshalb vom Zufall weniger abhängige Zahlen zu erhalten.

Zunächst ist auf die starke Zunahme der Blütenzahl infolge des Wegschneidens aller offenen Blüten hinzuweisen; sie stieg, wie die Tabellen G und H zeigen, von 1536 auf 2867, fast auf das Doppelte. Nach dem, was wir sonst von der Wirkung derartiger Eingriffe wissen, ist dieser Erfolg selbstverständlich.

Vergleicht man ferner die Prozentzahlen, mit denen sich die vier unterschiedenen Blütenklassen an der Gesamtzahl der Blüten beteiligen, so zeigt sich ganz deutlich ein weiterer Einfluß des Eingriffes. Der Bequemlichkeit halber habe ich in Tabelle 7 diese Zahlen (nach den Tabellen G und H im Anhang) hierhergesetzt.

Tabelle 7.

	Klasse I (ganz zwittrig)	Klasse II	Klasse III	Klasse IV (echt weiblich)
Kontrollpflanzen . . .	67,4 %	3,7 %	7,2 %	21,7 %
Versuchspflanzen . . .	55,2 %	6,6 %	0,6 %	37,6 %

Die Entfernung der Blüten hat also gar nicht den Erfolg gehabt, den man vielleicht zunächst erwartet hätte, daß überhaupt mehr zwittrige Blüten gebildet worden wären, im Gegenteil, die Zahl der weiblichen hat dadurch stark zugenommen.

Betrachten wir nun Fig. 3.

Die ausgezogenen Kurven (*a*, *b*) beziehen sich auf die vier Kontrollpflanzen, die unterbrochenen (*c*, *d*) auf die vier, denen die Blüten genommen wurden. Die fetten Kurven beiderlei Art (*a*, *d*) stellen die Prozentzahlen der physiologisch weiblichen Blüten (Klasse III und IV zusammen) dar. Die feine, ausgezogene Kurve (*b*) gibt die Prozentzahlen der echten weiblichen Blüten (Klasse IV) an den Kontrollpflanzen, die feine unterbrochene Kurve (*c*) die Prozentzahlen aller nicht vollkommen zwittrigen Blüten zusammengenommen (Klasse II, III, IV) an den Versuchspflanzen. Die entsprechende Kurve für die Kontrollpflanzen ist nicht eingezeichnet, weil sie nicht viel von der Kure *a* abweicht, ebensowenig die Kurve der echten weiblichen Blüten bei den Versuchspflanzen, die

sich von der Kurve der physiologisch weiblichen (*d*) nur unbedeutend abheben würde.

Vergleicht man die Kurven für die Kontrollpflanzen und die Versuchspflanzen, vor allem *a* mit *d*, so sieht man, daß das Wegschneiden doch einen weiteren, dritten Einfluß gehabt hat: das

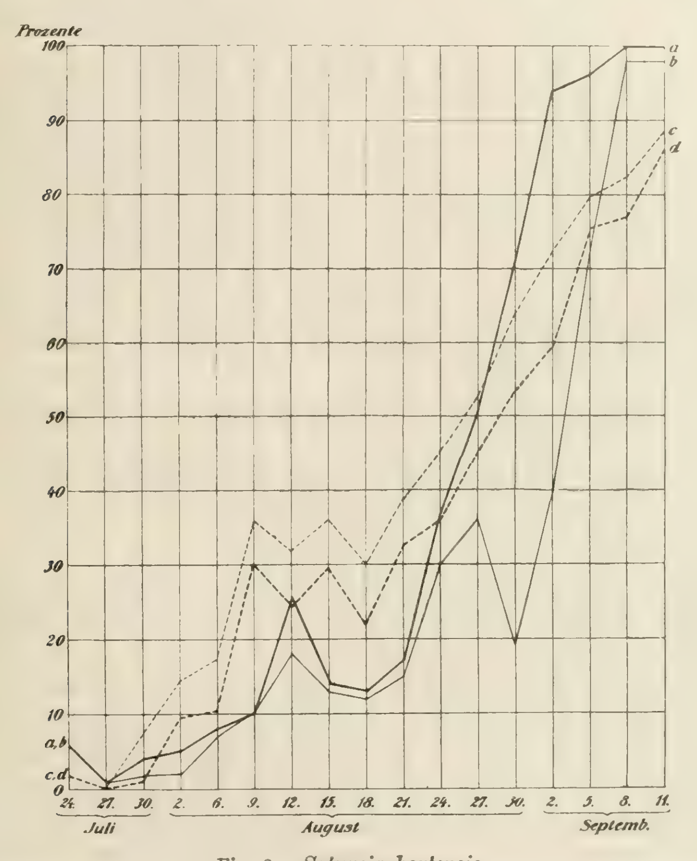


Fig. 3. *Satureia hortensis.*

Kurven, die den Einfluß der Verhinderung der Fruchtbildung auf die Ausbildung der verschiedenen Blütenklassen zeigen, nach den Prozentzahlen die einzelnen Klassen in der Gesamtblütenzahl konstruiert.

Kurve ***a*** = echt weibliche und zwittrige Blüten mit ganz kontabeszenten Staubgefäßen, Kontrollpflanzen (Klasse III, IV);

„ *b* = echt weibliche Blüten, Kontrollpflanzen (Klasse IV);

„ *c* = echt weibliche und zwittrige Blüten mit teilweise fehlgeschlagenen oder lauter kontabeszenten Staubgefäßen, Versuchspflanzen (Klasse II, III, IV,).

„ *d* = echt weibliche und zwittrige Blüten mit ganz kontabeszenten Staubgefäßen, Versuchspflanzen (Klasse III, IV).

völlige Weiblichwerden, das die Kontrollpflanzen zeigen, ist, wenigstens während der Versuchsdauer, verhindert worden — trotz der absoluten Zunahme der weiblichen Blüten. Diese beruht darauf, daß die relative Zahl derselben schon sehr bald nach Beginn des Versuches stark gestiegen ist, rascher als bei den Kontrollpflanzen, dann aber langsamer steigt, um endlich von der relativen Zahl der weiblichen Blüten der Kontrollpflanzen überholt zu werden.

Wie lange sich so das Verschwinden der zwittrigen Blüten hintanhalten läßt, geht aus diesem Versuche noch nicht hervor; in unserem Klima bereitet der Herbst zuletzt so ungünstige Außenbedingungen, daß der Eingriff des Experimentators sicher einmal wirkungslos wird.

Auffallend ist endlich, daß die Blütenklasse II (Zwitterblüten mit teilweise rudimentären oder kontabeszenten Staubgefäßen) infolge der Entfernung der Blüten zunimmt (von 3,7 % auf 6,6 %), die Klasse III dagegen (Zwitterblüten mit lauter kontabeszenten Staubgefäßen) fast verschwindet (von 7,2 % auf 0,6 % sinkt).

Der Verlauf des Experimentes scheint mir nicht schwer zu deuten. Die erste Wirkung des Wegschneidens aller sich öffnenden Blüten war die, daß sich zahlreiche Knospen entfalteten, die sich sonst infolge der Anforderungen der heranreifenden Früchtchen gar nicht geöffnet hätten. Es müssen das im wesentlichen die letzten Knospen in den cymös aufgebauten Halbquirlen gewesen sein, die schon — wie wir annehmen, infolge der vorhergehenden geringen Ernährung — zu weiblichen Blüten bestimmt und nun nicht mehr „umlenkbar", nur entfaltbar waren[1]). Daher die überraschende Zunahme der weiblichen Blüten. Später wurden neue Infloreszenzen gebildet, deren besternährte Blüten zwittrig wurden, zu einer Zeit, wo die Kontrollpflanzen infolge der Entwicklung der Früchtchen fast nur mehr Zwitterblüten mit verkümmertem Androeceum oder echte weibliche Blüten trugen; so erklärt sich die später hervortretende stärkere und andauernde Bildung zwittriger Blüten. Ein Teil der Zwitterblüten mag auch in den schon vorher vorhandenen Infloreszenzen aus deren jüngsten, noch tiefer beeinflußbaren Anlagen stammen. Eine einmal weiblich bestimmte Knospe wird wohl kaum jemals noch zwittrig gemacht werden können, wie das Verhalten der weiblichen Stöcke lehrt.

---

1) Der Zeitpunkt, wo die Umlenkbarkeit der Anlage aufhört, könnte natürlich viel früher fallen als jener, wo sich die Unterschiede in der Entwicklung wirklich erkennen lassen.

Die ganz auffallende Abnahme der Klasse III (Blüten mit lauter kontabeszenten Antheren) infolge des Eingriffes ist gewiß auch auf die bessere Ernährung der einzelnen Knospen zurückzuführen, die wenigstens einen Teil der sonst kontabeszent werdenden Staubgefäße zu normaler Entwicklung gebracht hat. Sie ist wohl ein guter Beweis, vielleicht der beste, dafür, daß diese Klasse III von der Klasse IV, den echten weiblichen Blüten wirklich verschieden ist.

Auch der Ausfall der Versuche, die in diesem Abschnitt geschildert sind, spricht also für das, was wir aus dem Verlauf der Entwicklung unter gewöhnlichen Bedingungen geschlossen haben, für die Abhängigkeit der Ausbildung des Androeceum von der Ernährung: bei guter entstehen die Zwitterblüten, bei schlechter die eingeschlechtigen, hier die weiblichen. Die Änderung der Ernährung kann aber nur vor einem bestimmten — jedenfalls relativ sehr frühen — Zeitpunkt die Blütenanlage echt weiblich oder zwittrig machen, später bloß das Kontabeszentwerden veranlassen oder verhindern, und all' das nur, wenn die Pflanze die Fähigkeit hat, beiderlei Blüten zu bilden, gynomonoecisch ist, nicht weiblich.

Wer Wert darauf legt, wird gewiß imstande sein, eine den Anlagen nach gynomonoecische Pflanze nur weibliche Blüten bilden zu lassen; das umgekehrte Experiment, keine weiblichen Blüten entstehen zu lassen, wird wegen der korrelativen Einflüsse kaum gelingen, solange man alle Knospen zur Entwicklung kommen läßt. Wenn man aber zB. nur die erste Blüte jedes Halbquirls stehen ließe und den Rest frühzeitig genug abschnitte und die Zweigspitzen auch, wäre es kein Kunststück mehr.

Eine andere, recht auffällige Wirkung äußerer Einflüsse zeigte sich beim Ort, wo sich an den *Satureia*-Stöcken die ersten Blüten öffnen. Bei den weiter auseinander stehenden Topfpflanzen geschah das fast ausnahmslos an einem Seitentrieb, selten an Haupt- und Seitentrieb gleichzeitig, bei den dichter stehenden Stöcken der Freilandaussaaten überwiegend am Haupttrieb; nur die an den Rändern der Beete stehenden Pflanzen machten in charakteristischer Weise eine Ausnahme und verhielten sich wie die Topfexemplare.

V. Einige weitere Unterschiede zwischen den zwittrigen und eingeschlechtigen Stöcken.

A. Ist die Blütezeit der zwittrigen und eingeschlechtigen Pflanzen verschieden?

Ludwig (79, S. 448) hatte bei den meisten gynomonoecischen Arten, deren Stöcke er einer Zählung unterworfen hatte, die relative Anzahl der Weibchen und Zwitter in unverkennbarer Beziehung zur Blütezeit gefunden, „und zwar treten bei den proterandrischen Pflanzen, in deren Blüten sich die Staubgefäße vor den Narben entwickeln — bei denen also die ersten Staubgefäße überflüssig sind, die weiblichen Stöcke zuerst und in größerer Anzahl auf und ihre Zahl nimmt bis gegen Ende der Blütezeit in Vergleich zu den Zwittern ab. Bei *Thymus* fanden sich zuerst 83 % Weibchen und 17 % Zwitter, während ich zuletzt 40 % Weibchen und 60 % Zwitter zählte. Bei *Plantago lanceolata*, der einzigen untersuchten proterogynen Art, bei der also die letzten Staubgefäße nutzlos wären, sind umgekehrt zuerst nur Zwitter, dann bis zum Ende der Blütezeit zunehmend Weibchen vorhanden".

A. Schulz konnte dagegen bei seinen ausgedehnten statistischen Untersuchungen (90, S. 172 u. f.) einen solchen Wechsel bei keiner Art konstatieren. Willis (93, S. 130), der *Glechoma hederacea* untersuchte, fand zwar zu Anfang die weiblichen Pflanzen zahlreicher vertreten, später aber keine starke Abnahme und zum Schluß wieder eine Tendenz zum Zunehmen, wie folgende kleine Tabelle zeigt; sie gibt die Prozentzahlen der gefundenen Weibchen unter der Gesamtzahl der Pflanzen an.

Tabelle 8 (nach Willis).

Woche	1	2	3	4	5	6	7	8
1891	50	16	35,8	28,5	23,4	19,2	28,3	11
1892	57	30,9	25,8	29,2	26,6	nicht fortgesetzt		
1893	37,5	25	16,8	14,3	31,3	31,3	31	20

Alle diese Beobachtungen sind aber im Freien gemacht worden, wohl ohne exakte Trennung der einzelnen Stöcke, und ohne daß auf die etwa eintretende Geschlechtsänderung gynomonoecischer Individuen[1]) während der Blütezeit Rücksicht genommen worden wäre, was ja bei dem damaligen Stand der Dinge auch nicht möglich war. Es schien mir deshalb angebracht, auch für diesen Punkt meine Notizen über *Satureia hortensis* zusammenzustellen. Verglichen wurden 389 zwittrige und 104 weibliche Pflanzen, alle als Keimlinge mit gehörigem Abstand in große Töpfe pikiert, von

1) Für *Glechoma* hat schon A. Schulz (90, S. 84) die Gynomonoecie nachgewiesen.

den schon bekannten Versuchen stammend. Eine vollständige Wiedergabe der Beobachtungen bietet Tabelle J im Anhang, hier sei nur das Gesamtergebnis mitgeteilt.

Tabelle 9.

Es blühten zum ersten Mal am	Juni		Juli														
	19.	30.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.—21.
Gynomonoecische Pflanzen . . .	1	3	7	13	30	45	88	48	40	28	30	28	12	7	1	5	4
Gynom. Pfl. in %	0,26	0,77	1,8	3,3	7,5	11,6	**22,6**	12,3	10,3	7,2	7,7	7,2	3,1	1,8	0,26	1,3	1,0
Weibliche Pflanzen	—	—	1	3	15	18	**26**	11	9	4	5	4	3	1	—	—	—

Für die gynomonoecischen Pflanzen sind die Prozentzahlen berechnet (wie viel Prozent von der Gesamtzahl derartiger Pflanzen an jedem Tag zum ersten Mal blühten); für die weiblichen hielt ich das nicht für nötig, weil ihre Gesamtzahl (104) so wie so kaum von 100 abweicht, die direkt beobachteten Zahlen also auch annähernd als Prozentzahlen gelten können.

Vergleicht man diese Durchschnittszahlen für alle gynomonoecischen und alle weiblichen Stöcke, so findet man, daß sie beide gleichzeitig zu blühen beginnen; wenn bei den weiblichen die Extreme fehlen, so hängt es wohl nur von ihrer geringeren Zahl ab, die etwa ein Viertel der gynomonoecischen beträgt. Bei der Betrachtung der Angaben in Tabelle J im Anhang wird man aber zwischen den einzelnen Versuchen deutliche Unterschiede bemerken. Bei Versuch 9 fällt zB. der Anfang und der Gipfel der Kurve vier bis fünf Tage später als bei Versuch 10, und da die äußeren Bedingungen für alle Versuche die gleichen waren, soweit sich das praktisch ermöglichen läßt, müssen wohl innere, erbliche Differenzen zwischen dem Material für diese einzelnen Versuche existieren — wie wir sie ja (S. 139, 143) auch für andere Punkte vermuten konnten. Es ist deshalb gut möglich, daß an einem Standort die weiblichen Pflanzen wirklich beträchtliche Zeit vor den gynomonoecischen zu blühen anfangen; dann tuen sie es aber, weil das in ihnen, als Liniencharakter, liegt, nicht, weil sie weiblich sind.

Wenn man jedoch von *Satureia* auf andere Objekte schließen darf, so sind die oben berührten Angaben wohl dadurch zu erklären, daß man zwar Anderungen in der Zahl der Pflanzen festzustellen meinte, in Wirklichkeit aber Änderungen in der Zahl der beiderlei

Blüten bestimmte, weil sich bei den gynomonoecischen Stöcken im Freien dieselben Verschiebungen eingestellt hatten, wie bei meinen Kulturen. Ludwigs oben zitierte Angaben für *Thymus* wollen freilich auch dann noch nicht mit dem bei *Satureia* beobachteten stimmen [1]). Dagegen sind die ersten von A. Schulz (85, S. 184) gemachten damit im Einklang: an einem bestimmten Standort waren zB. im Sommer $^1/_3$ der Individuen (genauer gesagt, Blütenstände) zwittrig, am 16. Oktober $^1/_{22}$, am 27. Oktober $^1/_{16}$. Auch die zahlreichen Angaben, die A. Schulz später gemacht hat (90, S. 172—177), stimmen im wesentlichen dazu; sie zeigen bei den einen Arten eine Zunahme der eingeschlechtig befundenen Individuen gegen das Ende der Beobachtungszeit, bei den anderen ein Gleichbleiben der Verhältniszahl, das verschiedene Ursachen haben, zB. durch einen zu zeitigen Abschluß der Untersuchungen (oder ein von *Satureia* abweichendes, etwa *Geranium*-ähnliches Verhalten der Art) bedingt sein kann.

B. Die Größe und Blütenzahl der zwittrigen und eingeschlechtigen Stöcke.

Darwin (77, S. 303) hat seine eine „zwittrige" Pflanze von *Satureia hortensis* „rather larger" als die zehn weiblichen gefunden, und meine Wägungen von 161 und 548 Stöcken im Jahr 1903 (04, S. 509) haben sogar ein auffallend höheres Durchschnittsgewicht für die gynomonoecischen Stöcke gegeben (2,8 g statt 1,5 g); einzelne weibliche können größer sein als alle gerade vorhandenen gynomonoecischen. Ganz so groß wie die zitierten Wägungen ihn angeben, wird der Unterschied in Wirklichkeit nicht sein; ich hatte noch nicht recht auf die durch schlechte Ernährung veranlaßte Änderung des Geschlechts der gynomonoecischen Pflanzen geachtet. Ein Unterschied zugunsten der letzteren wird aber doch wohl vorhanden sein [2]). Umgekehrt war zB. bei *Geum intermedium* auch ohne Wägungen ganz deutlich, daß die fast ganz zwittrigen Pflanzen am größten, die (fast) völlig männlichen am schwächsten waren [3]).

1) Sie würden einen Verlauf der Kurve der Zwitterblüten verlangen, wie wir ihn bei *Geranium* (S. 140) fanden, oder doch eine fast gleichschenklige Kurve.

2) Stets vorhandene und genau entsprechende Unterschiede zwischen zwittrigen und weiblichen Pflanzen gibt zB. F. Ludwig (85, S. 108) für *Digitalis ambigua* und *purpurea* an. Dagegen hat A. Schulz (90, S. 126) bei *Lycopus* umgekehrt gerade die weiblichen Pflanzen auffallend kräftiger entwickelt gefunden.

3) Schon H. Müller (81, S. 42) hat bei *Veratrum album* beobachtet, daß die schwächsten Pflanzen rein männlich waren, was übrigens Schultz (88, S. 101) bei *V. Lobelianum* nur teilweise zutreffend fand.

Was die **Zahl** der Blüten anbetrifft, die eine Pflanze hervorbringt, so hat **Willis** (92, b, S. 351) angegeben, daß bei *Glechoma* die Weibchen durchschnittlich **mehr** trugen als die zwittrigen Stöcke; einmal fand er im Mittel 2,40 und 2,16, einmal gar 3,15 und 2,16 Blüten pro Stock. Auch aus meinen Zählungen bei *Satureia hortensis* geht ein merklicher Unterschied zugunsten der weiblichen Pflanzen hervor. An den oft erwähnten 390 gynomonoecischen Pflanzen fand ich bei den zehn Revisionen 20406 Blüten, pro Pflanze also **52,3**, an den 104 weiblichen Pflanzen dagegen 7327 Blüten, pro Pflanze also **70,4** Im Anhang sind als Tabelle K die Beobachtungen für die einzelnen Versuche zusammengestellt. Streng genommen steht aber Versuch 7 ganz für sich, die sechs Pflanzen hatten denselben Raum im Topf wie sonst zwölf; ferner ist aus Gründen, auf die ich hier nicht eingehen will, Versuch 5 eigentlich nur mit Versuch 1 und 3, Versuch 11 dagegen mit Versuch 8 bis 10 und 12 bis 14 zu vergleichen. Aber auch dann sind die Weibchen im Vorteil[1]).

Dieser Vorteil steht mit der geringeren Größe der weiblichen Pflanzen nur in scheinbarem Widerspruch (abgesehen davon, daß nicht von denselben Pflanzen Gewicht und Blütezahl bestimmt worden war); ich halte es für wahrscheinlich, daß er nichts ihnen Spezifisches ist, sondern mit dem geringeren Fruchtansatz der weiblichen Pflanzen, auf den wir gleich eingehen werden, zusammenhängt, der ähnlich, wenn auch nicht so drastisch, wirken muß, wie in dem früher geschilderten Versuch das Wegschneiden aller offenen Blüten auf die gynomonoecischen Pflanzen.

Bei *Geum* fand ich dagegen die (fast rein) männlichen Stöcke entschieden armblütiger als die fast rein zwittrigen[2]), trotzdem hier die Natur das bei *Satureia* angestellte Experiment, die Fruchtbildung zu verhindern, selbst macht; hier handelt es sich gewiß um einen sekundären Geschlechtscharakter.

C. **Die Fruchtbarkeit der gynomonoecischen und weiblichen Stöcke.**

Bei *Satureia* fand **Darwin** (77, S. 303). nach je einem

---

1) Besonders lehrreich scheint Versuch 11, weil sich hier 3 gynomonoecische und 43 weibliche Geschwisterpflanzen gegenüberstehen; diese haben durchschnittlich 57, jene 36 Blüten, sie sahen aber überhaupt merklich schwächer aus.

2) Aus den Gesamtzahlen der Blüten, die in Tabelle L im Anhang für 18 Pflanzen gegeben werden, geht das nicht hervor, weil besonders bei den stark zwittrigen Pflanzen lange nicht alle Blüten gezählt worden waren.

Exemplar, die weibliche Pflanze doppelt so fruchtbar wie die „zwittrige“, das Gewichtsverhältnis der Früchtchen war 100 zu 43. Meine in viel größerem Maßstabe (mit 89 gynomonoecischen und 236 weiblichen Stöcken) angestellten Zählungen der reifen Früchtchen ergaben umgekehrt, daß die gynomonoecischen Pflanzen durchschnittlich doppelt so viel Früchtchen tragen als die weiblichen (04, S. 509).

Daß das Zahlenverhältnis der gynomonoecischen Pflanzen, die ja allein den nötigen Pollen liefern können, und der weiblichen auf dem Standort eine sehr wichtige Rolle bei dem Fruchtansatz spielen muß, ist selbstverständlich. Ich habe aber seinerzeit schon hervorgehoben, daß darin meine weiblichen Stöcke vor denen Darwins im Vorteil waren; für sie standen doppelt so viel Pollenlieferanten bereit als für jene[1]). Wenn der Beobachtung Darwins nicht bloß ein Zufall zugrunde liegt, erklärt sie sich vielleicht durch eine Neigung zur Selbststerilität bei den gynomonoecischen Pflanzen, die sich dann, wenn nur ein Exemplar vorhanden ist, wie bei dem Versuche Darwins, natürlich verraten muß[2]). Meine *Satureia*-Sorte ist jedoch zum mindesten nicht ausgesprochen selbststeril; gesäckte Individuen brachten spontan Früchte. Ich habe aber den Grad dieser Fruchtbarkeit noch nicht genauer bestimmt; er kann übrigens ja von Stock zu Stock sehr stark variieren.

Darwin fand auch bei anderen gynodioecischen Labiaten die weibliche Form fruchtbarer, so bei *Thymus Serpyllum* im Verhältnis 100 : 45, bei *Thymus vulgaris* im Verhältnis 100 : 58. Er wog nur die Gesamtmenge Früchtchen, die eine bestimmte Anzahl Pflanzen beiderlei Art gab; erst Errera und Gevaert (1879, S. 154) haben dann gezeigt, daß die Früchtchen des *Thymus Serpyllum* bei beiderlei Stöcken gleich schwer sind, so daß sich die von Darwin ermittelten Zahlen tatsächlich auf die Quantität und nicht die Qualität der gebildeten Früchtchen beziehen. A. Schulz fand „die gleiche Anzahl Samen der weiblichen Form doch schwerer, allerdings nicht bedeutend, als die der hermaphroditischen“ (88, S. 82), er konnte bei der weiblichen Form außerdem (85, S. 153)

---

1) Als Bestäubungsvermittler habe ich außer Hymenopteren auch wiederholt Kohlweißlinge beobachtet, wie schon H. Müller.

3) Schon Schulz (88, S. 82) hat die Folgen der Selbstbestäubung mit herangezogen zur Erklärung der geringeren Fruchtbarkeit der zwittrigen Stöcke von *Thymus Chamaedrys*; sie können aber, sobald mehrere derartige Stöcke am Standort vorhanden sind, keine große Rolle mehr spielen.

durch direkte Zählung wirklich mehr gute Früchtchen feststellen, als bei der zwittrigen; hier waren zwischen 16 und 74 %, dort zwischen 40 und 82 % tauglich. An der Existenz eines solchen Unterschiedes in der Quantität der gebildeten Samen bei anderen Gynodioecisten als *Satureia* ist also kaum zu zweifeln.

Meiner schon früher geäußerten Meinung nach (84, S. 516) handelt es sich dabei[1]) nicht, wie die Ansicht Darwins und fast aller Autoren ist, um eine gesteigerte Fruchtbarkeit der weiblichen Pflanzen, sondern um eine herabgesetzte Fruchtbarkeit der „zwittrigen“, die durch eine Umwandlung auf die männliche Geschlechtsform hin, durch eine gewisse Andromonoecie, bei allen Individuen oder doch bei einem Teile derselben, bedingt ist[2]). Bei *Satureia hortensis*, bei der nur gynomonoecische und weibliche Stöcke vorkommen, ist dann leicht verständlich, daß kein wirklicher Unterschied in der Fruchtbarkeit vorkommt[3]); auch der von mir beobachtete ist gewiß nur zufälliger Natur und beruht auf ungenügender Bestäubung. Bei *Thymus* dagegen, wo nach den Angaben Delpinos (67) und Ogles (70, S. 54) neben den weiblichen, den gynomonoecischen (wohl auch rein zwittrigen) und den andromonoecischen sogar rein männliche Exemplare vorkommen, ist dann die geringere Fruchtbildung eines Teiles der nicht weiblichen Exemplare (und auch die Abstufung in der Fruchtbarkeit) selbstverständlich.

Soviel ich sehe, hat nur A. Schulz (88, S. 82) an diese Erklärungsweise gedacht: „Es ist möglich, daß dieses Verhältnis auf die Ausbildung einer männlichen Form, wie sie Delpino und Ogle schon ausgebildet fanden, hinweist, indem sich dieselbe zuerst nicht in einer morphologischen, sondern einer physiologischen Verkümmerung des Stempels kundgibt“.

Das von Schulz festgestellte etwas geringere Durchschnittsgewicht der Früchtchen, die auf den „zwittrigen“ Stöcken gereift waren, mag auf dieselbe Ursache zurückführbar sein, indem die Ei-

1) Soweit nicht Selbststerilität der zwittrigen Stöcke in Frage kommt.

2) Selbstverständlich muß die Änderung erblich sein, eine „Mutation“, wie man jetzt sagt; die herabgesetzte Fruchtbarkeit, die für die Erhaltung der neuen Geschlechtsform schädlich sein muß, wird aufgewogen sein durch die größere Vererbungskraft der auch in den männlichen Keimzellen vorhandenen, neuen Anlagen gegenüber denen in den Keimzellen der zwittrigen und auch in denen der weiblichen Stöcke (06, S. 473).

3) Ebenso fand A. Schulz (90, S. 54) bei den Alsineen in den Kapseln der weiblichen Blüten weder mehr noch schwerere Samenkörner als in jenen der Zwitterblüten; männliche Blüten sind hier nur für *Honkenya peploides* bekannt, während Gynomonoecie und Gynodioecie ja sehr häufig sind.

zellen der andromonoecischen Pflanzen teilweise nicht ganz so tauglich und die Embryonen dann nicht so kräftig ausgefallen sein können [1]). Es ist aber auch vielleicht möglich, daß nicht alle gewogenen Nüßchen darauf geprüft wurden, ob sie nicht taub seien; eine relativ größere Zahl tauber bei den „zwittrigen“ Stöcken würde nicht wundernehmen.

D. Die Größe der Hülle bei zwittrigen und eingeschlechtigen Blüten.

Es wurde schon von Mohl (63, S. 326) hervorgehoben und ist nun allbekannt, daß bei den Gynodioecisten die Blumenkronen der weiblichen Stöcke kleiner zu sein pflegen als die der zwittrigen [2]). Auch bei *Satureia hortensis* ist das der Fall, doch ist ihre Größe überhaupt sehr variabel. Ich konnte zwar nicht großblumige und kleinblumige Sippen unterscheiden, wie etwa bei *Silene dichotoma* und besonders bei *Silene orientalis*, wo die Pflanzen mit den größten Blüten zwittrig, die mit den kleinsten weiblich waren, wo es aber weibliche Pflanzen mit Blüten gab, die alle viel größer waren als die gewisser ganz zwittriger Individuen [3]); es war bei *Satureia* nur an derselben Pflanze die Blütengröße starken Schwankungen unterworfen [4]).

Sehr auffällig ist der Unterschied zwischen den zwittrigen und weiblichen Blüten der gynomonoecischen Stöcke, wenn man die Extreme vergleicht, doch gibt es auch hier stets zwittrige Blüten, die kaum größere Kronen besitzen als eine weibliche Blüte. Solche Schwankungen in der Blütengröße sind aber auch bei den rein weiblichen Stöcken vorhanden, und zwar in noch weiteren Grenzen; die kleinsten Blüten sind hier so groß wie die kleinsten weiblichen

1) Ich weise darauf hin, daß nach meinen Beobachtungen an *Mirabilis* (1901, S. 432) die Früchte, die durch Bestäubung mit vielen Pollenkörnern entstanden waren, mehr wogen als jene, zu deren Erzeugung nur ein Korn verwendet worden war; es beweist das eine Konkurrenz der Pollenkörner untereinander, und daß (bei deren Ausschluß) das schwächere Pollenkorn eine schwächere Frucht gibt. Ähnlich könnte eine etwas geschwächte Eizelle einen leichteren Embryo geben.

2) Vaucher's Histoire physiologique des plantes d'Europe, die im III. Band auch derartige Angaben enthält, konnte ich nicht vergleichen.

3) Ähnliche Unterschiede in der Blütengröße verschiedener Individuen, unabhängig von den Geschlechtsverhältnissen, sind bei Sileneen und Alsineen längst bekannt (Schulz, 90, S. 35, 52).

4) Für *Thymus* hat A. Schulz solche Schwankungen schon 1885 (S. 153) messend verfolgt; er fand zB. für die Breite der Blüte bei den ☿ Pflanzen 2,5 bis 5,8 mm, bei den ♀ 2 bis 4,3 mm.

an den gynomonoecischen Stöcken, die größten zuweilen fast so groß wie die größten zwittrigen. Es sind das dann jene Blüten, die ihrer Stellung nach an den gynomonoecischen Stöcken sicher zwittrig und besonders großhüllig gewesen wären.

Mit der Stellung an der Pflanze ist einer der Faktoren bezeichnet, der die Größe der Kronen bestimmt, und der im wesentlichen auf Ernährungseinflüsse hinausläuft. Ihm gegenüber tritt, wenigstens bei *Satureia*, die Gesamternährung stark zurück. Die früher (S. 147) erwähnten Kümmerlinge hatten nicht auffällig kleinere Blüten. Ein dritter, wichtiger Faktor ist aber wohl das Fehlschlagen des Androeceum, das auf korrelativem Wege eine Verkleinerung der Krone bedingt. Wenn seine Wirkung auch nicht absolut die größte ist, bedingt es allein doch die Differenz, die nach ihrer Stellung gleichwertige Blüten gleich gut genährter gynomonoecischer und weiblicher Pflanzen immer noch zeigen. Schon Darwin (77, S. 308) hielt für wahrscheinlich, „daß eine Tendenz zum Verkümmern von den Staubgefäßen auf die Blumenblätter übergehe.“ Lehrreich dafür scheinen mir die Mittelbildungen zwischen zwittrigen und weiblichen Blüten, mit teils untauglichen, teils tauglichen Antheren, bei manchen choripetalen Gynodioecisten. In sehr hübscher Weise sieht man den Zusammenhang bei *Geranium pratense*. Hier sind, wenigstens bei den von mir kultivierten Exemplaren, die Blüten der zwittrigen Pflanzen durchschnittlich 40 mm breit, die rein weiblichen Blüten der stark gynomonoecischen Pflanzen — stets ganz rein weibliche habe ich noch nicht gefunden — etwa 30 mm. Bei den zahlreichen vermittelnden Blüten, die 1 bis 9 taugliche Staubgefäße, und die untauglichen in verschiedenen Stadien der Rückbildung, enthielten, war oft äußerst deutlich, wie die Blumenblätter unter und bei den tauglichen Staubgefäßen viel größer waren als jene unter und bei den untauglichen.

Fig. 4 (S. 162) zeigt das an 8 Blüten, die von drei verschiedenen Stöcken stammen, deutlich; die Blumenblätter sind nach Lichtpausen auf photographischem Papier genau kopiert, die zugehörigen Staubgefäße — taugliche weiß, untaugliche punktiert bis schwarz, je nach dem Grade der Reduktion — nach Skizzen an den zugehörigen Stellen, wie bei einem Diagramm, eingetragen.

Ähnlich wie *Geranium pratense* verhielt sich auch *G. silvaticum* in meinen gynomonoecischen Exemplaren.

Damit scheint mir der Beweis für den Zusammenhang zwischen dem Abortieren der Staubgefäße und der Reduktion der Krone wirklich

erbracht; daß jenes das primäre, dieses das sekundäre ist, kann kaum in Zweifel gezogen werden. Höchstens wäre an eine Abhängigkeit beider Vorgänge von derselben Ursache zu denken[1]).

Doch verhalten sich hierin nicht alle Gynodioecisten gleich. Bei den Silenen zB., die ich untersucht habe, läßt sich die Korrelation

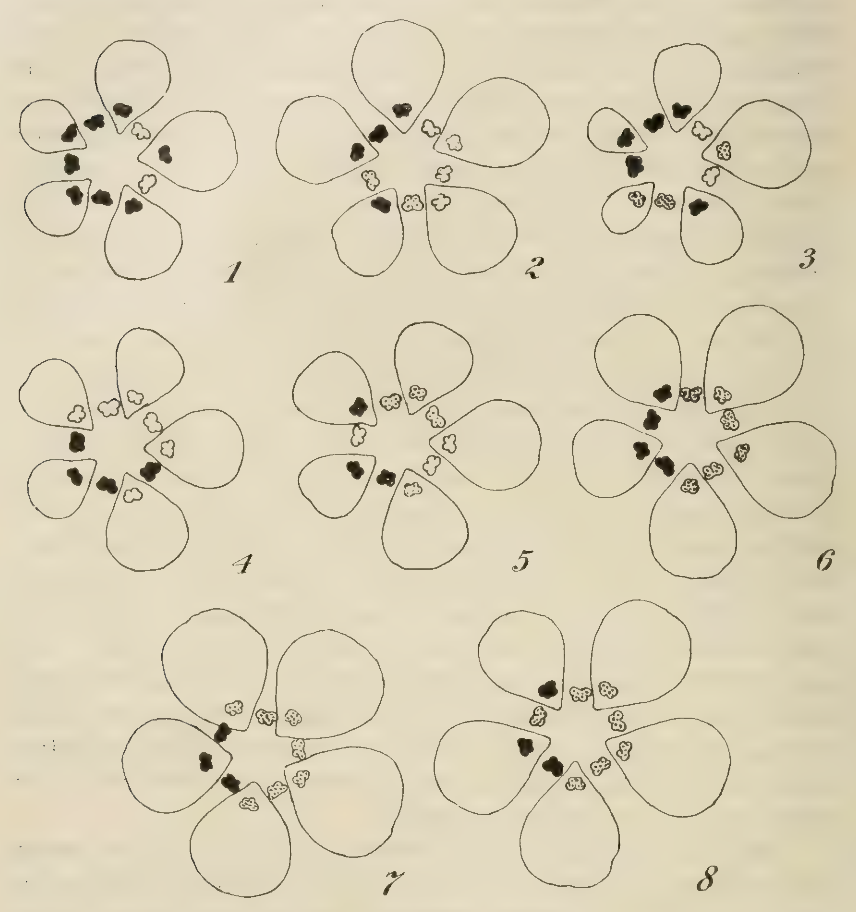


Fig. 4. *Geranium pratense.*

Blüten dreier gynomonoecischer Stöcke, den Zusammenhang der Ausbildung der Blumenblätter mit dem Fehlschlagen der Antheren zeigend.

1) Auf den ersten Blick spricht die Tatsache, daß bei den Bastarden mit sterilen Staubgefäßen die Kronen mindestens nicht kleiner als bei den Eltern zu sein pflegen, dagegen, daß die Reduktion der Staubgefäße das primäre sei. Bei einer näheren Überlegung wird man sich aber überzeugen, daß bei den Bastarden doch noch ganz andere Verhältnisse vorliegen können.

nur zwischen dem Androeceum und der Krone als Ganzem nachweisen, nicht zwischen den einzelnen Staubgefäßen und Blumenblättern, wenigstens nicht ohne genaue Messungen, über die ich zurzeit nicht verfüge, und dasselbe ist bei sympetalen Gynoedioecisten der Fall. Willis gibt für *Origanum* eine mittlere Größe der Blütenhülle bei Blüten mit nur teilweise verkümmerten Staubgefäßen an, und so wird sich auch *Satureia* verhalten, obschon die so wie so vorhandenen Schwankungen in der Größe das mehr oder weniger verdecken müssen.

Wenn eine Korrelation zwischen der Ausbildung des Androeceum und der Krone deren Größenmaß bestimmt, so wird es auch leicht verständlich, warum, wie Mohl (63, S. 326) auch schon wußte und jetzt allgemein bekannt ist, die Krone der männlichen Blüten bei Andromonoecisten und Androdioecisten ebenso groß oder doch nur unbedeutend kleiner ist als die der Zwitterblüten [1]), ebenso warum, wie bereits Sprengel gelegentlich der Besprechung von *Valeriana dioica* hervorhob, die männlichen Blüten der Monoecisten und Dioecisten größere Hüllen haben als die weiblichen Blüten. Einzelne Ausnahmen, von denen *Akebia quinata* die bekannteste ist, werden sich wohl irgend wie erklären lassen (vgl. zB. Ludwig, 85, b, S. 232).

Anhangsweise mag hier erwähnt sein, daß ich bei gynomonoecischen und weiblichen Kümmerlingen von *Satureia* relativ häufig Pelorien fand, stets Endblüten von radiärem, seltener bilateralem Bau [2]), und ebenso bei gynomonoecischen und weiblichen Pflanzen die Umwandlung einzelner Staubblätter in Blumenblätter; bei den zwittrigen Pflanzen eher häufiger als bei den weiblichen. Jedenfalls ist bei *Satureia* keine besondere Neigung der weiblichen Pflanzen zur Füllung nachweisbar, wie sie Ludwig (79, S. 448) für die Gynodioecisten angenommen hat. Die Umwandlung aller Staubgefäße in Blumenblätter muß natürlich die betreffende Pflanze weiblich machen, wie es zB. bei *Knautia arvensis* oft vorkommt. Einer solchen vollkommen gefüllt blühenden Pflanze kann man aber nicht mehr ansehen, ob erst die Rudimente der Staubgefäße oder schon die tauglichen Staubgefäße petaloid wurden. Bei teilweiser Füllung, wie sie bei *Satureia* vorkommt, ist jedoch eine Entscheidung

1) Man könnte auch hier wie anderswo nach einer Vergrößerung der Blütenhülle durch Kompensation suchen.

2) An den gut ernährten Pflanzen sah ich nicht eine. Gewöhnlich nimmt man aber mit Peyritsch an, daß besonders gute Ernährung der ganzen Pflanze die Pelorienbildung begünstige.

möglich, und hier fällt sie zugunsten der gegenseitigen Unabhängigkeit von Füllung und Gynodioecie aus, da wir sahen, daß die weiblichen Pflanzen anscheinend nicht einmal häufiger, geschweige denn ausschließlich Füllungerscheinungen zeigen. In anderen Fällen mögen die Vererbungserscheinungen Aufschluß geben können [1]); Versuche mit gefüllter *Knautia arvensis* und *Plantago lanceolata* sind schon im Gang. — Auch eine statistische Untersuchung könnte über diese Frage etwas Licht verbreiten; sie müßte zeigen, ob Füllung durch Umwandlung der Staubgefäße bei den Gattungen und Familien, die zur Gynodioecie neigen, wirklich häufiger ist, als bei den übrigen. Ihr Ausfall scheint mir nicht sicher voraussagbar, eher negativ zu sein

Daß die Blüten der weiblichen Stöcke der Gynodioecisten anders gefärbt wären als die der zwittrigen, habe ich nicht beobachten können, auch bei *Knautia arvensis* nicht, für die Günthart (04, S. 209) speziell angibt, die Blüten der zwittrigen Stöcke seien anfangs rotviolett, die der weiblichen besäßen meist schon von Anfang den bläulichen Farbenton. Ich finde, je nach der Herkunft der Sippe, die Blütenfarbe zwischen (violettlich)-rosa und lila schwankend, aber unabhängig vom Geschlecht der Stöcke. Daß dieser Unterschied erblich ist, habe ich festgestellt. Wo mit dem Altern der Blüten eine Umfärbung der Krone eintritt, ist es leicht verständlich, daß die rascher reifenden weiblichen Blüten (S. 143) die definitive Färbung rascher annehmen als die zwittrigen.

Bei der, wie ich hoffe, genügend durchsichtigen Gliederung dieser Arbeit halte ich es nicht für nötig, zum Schlusse nochmals alle Ergebnisse hierher zu setzen, sondern will nur hervorheben, daß für unser Hauptproblem, die Wirkung „äußerer“ Einflüsse im weitesten Sinne auf die Blütenbildung polygamer Blütenpflanzen, die Untersuchungen das Resultat ergeben haben, das ich schon in meiner ersten Mitteilung über die Gynodioecie (04) angedeutet hatte: Unempfindlichkeit der eingeschlechtlich (bei *Satureia* weiblich) gewordenen Geschlechtsform, Beeinflußbarkeit der ± zwittrigen Form in dem Sinne, daß der Anlage nach zwittrige Blüten eingeschlechtig

---

1) Wenig wahrscheinlich wäre es zB., daß die gefüllte Form der *Knautia arvensis* aus der weiblichen hervorgegangen sei, wenn die einfach blühenden Pflanzen, die unter der sonst gefüllt blühenden Nachkommenschaft (06, S. 471) gewiß vorhanden sein werden, zwittrig und nicht weiblich wären.

(weiblich) werden können. Dabei bewirkt schlechte Ernährung die Ausbildung der eingeschlechtigen Blüten.

Es zeigt sich das einmal bei der Entwicklung unter den normalen, d. h. den Durchschnittsbedingungen der Freilandkultur dadurch, daß die ersten und letzten, nach Stellung und Anlagezeit benachteiligten Blüten eingeschlechtig werden, dann bei Eingriffen von außen: Schlechte Versorgung vom Substrat aus und abgeschwächte Beleuchtung bewirken die Umbildung der Zwitterblüte zur eingeschlechtigen, Verhinderung der Fruchtbildung die Ausbildung von Anlagen, die sonst zu weiblichen hätten werden müssen, zu Zwitterblüten. Ob aber mehr die ersten *(Geranium)* oder mehr die letzten *(Satureia)* Blüten eingeschlechtig werden, hängt von erblichen Verschiedenheiten ab, durch die die Ernährung das eine Mal so, das andere Mal so gelenkt wird.

Die mehr oder weniger zwittrigen Stöcke der untersuchten polygamen Pflanzen verhalten sich also ähnlich wie die fakultativ kleistogamen nach den Versuchen von Vöchting (93) und Goebel (04).

Der Unterschied zwischen der gynomonoecischen, plastischen Form und der weiblichen, starren unserer *Satureia* ist um so auffälliger, als sich, wie ich nachgewiesen habe, die beiden Formen hinsichtlich der Vererbungstreue ziemlich gleich verhalten: Beide bringen nicht ganz rein sich selbst, sondern auch noch die andere Form hervor, in einem geringen, wohl als „Linien"-Charakter schwankenden Prozentsatz.

Daß ich nicht mit Burck in den gynomonoecischen und andromonoecischen Pflanzen Zwischenrassen im Sinne der Mutationstheorie sehen kann, habe ich schon hervorgehoben. Zu der bereits früher (S. 127) betonten, für mich unannehmbaren Konsequenz kommt, daß auch die Tatsachen selbst nicht dazu stimmen. Nach De Vries (Mutationstheorie, Bd. I, S. 635) entfaltet sich die semilatente Anlage unter den günstigeren Ernährungsbedingungen, auch wenn sie auf eine Reduktion zurückzuführen ist. Danach müßten bei der gynomonoecischen *Satureia* die weiblichen Blüten an den Stellen bester Ernährung stehen (was Burck ja auch wirklich behauptet hat), und nicht umgekehrt die zwittrigen Blüten. Die Anlage für die Zwitterblüten kann hier nicht semilatent sein, sonst könnte doch nicht die ganze Nachkommenschaft fast ausschließlich wieder aus mehr oder weniger zwittrigen Pflanzen bestehen, abgesehen davon, daß unter normalen Entwicklungsbedingungen die Zwitterblüten numerisch überwiegen. Bei *Geum* müßte man annehmen, daß bei den ganz überwiegend zwittrigen Stöcken die Anlage für die männlichen Blüten, bei den ganz überwiegend männlichen Stöcken die Anlage für die Zwitterblüten semilatent sei. Dann müßten aber die männlichen Blüten bei

den fast ganz zwittrigen Pflanzen da in der Infloreszenz stehen, wo bei den fast ganz männlichen Pflanzen die zwittrigen Blüten stehen; sie müßten ihre Plätze getauscht haben. Daß das durchaus nicht der Fall ist, haben wir gesehen (S. 141); im Prinzip ist die Stellung stets die gleiche. Eine weitere Besprechung der Ansichten von De Vries liegt nicht in meiner Absicht, es soll nur gezeigt werden, weshalb sie jedenfalls hier nicht anwendbar sind.

Tabellarischer Anhang.

I. *Satureia hortensis.*

Tabelle A.

Gesamtzahl der gezählten Blüten (S. 128).

Datum d. Zählg.	29. 6.—9. 7.	10. 7.	17. 7.	24. 7.	31. 7.	7. 8.	14. 8.	21. 8.	28. 8.	4. 9.
Blüten der gynomon. Pflanzen .	446	518	674	2456	**3293**	2650	2687	2037	1971	**3674**
in Prozent	*2,2*	*2,5*	*3,3*	*12,0*	***16,1***	*13,0*	*13,2*	*10,0*	*9,7*	***18,0***
Blüten der weiblichen Pflanzen	115	163	217	875	**1609**	777	909	838	669	**1155**
in Prozent	*1,6*	*2,2*	*3,0*	*11,9*	***22,0***	*10,6*	*12,4*	*11,4*	*9,1*	***15,8***

Tabelle B.

Die Zahlen der vier Blütenklassen (I bis IV) der gynomonoecischen Stöcke bei den zehn Revisionen, für alle zehn Versuche zusammen (S. 137).

Datum der Zählung	Gesamtzahl der Blüten	I rein zwittrig	II zwittrig, ± kontabeszent	III zwittrig, ganz kontabeszent	IV echt weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %
29. 6.—9. 7.	446	347	95	—	4	78	**21**	—	0,9
10. 7.	518	424	82	12	—	82	16	2,3	—
17. 7.	674	612	40	17	5	90,9	5,9	1,2	0,7
24. 7.	2456	2230	70	31	125	90,8	2,9	1,3	5,1
31. 7.	3293	3118	58	44	72	**94,7**	1,8	1,3	2,2
7. 8.	2650	2209	146	115	180	83,4	5,5	4,3	6,8
14. 8.	2687	2002	126	162	397	74,5	4,7	6,0	14,8
21. 8.	2037	965	106	251	715	47,4	5,2	12,3	35,1
28. 8.	1971	349	177	794	651	17,7	9,0	**40,3**	33,0
4. 9.	3674	22	13	486	3153	0,6	0,4	13,2	**85,8**
zusammen:	20406	12278	913	1912	5303	100	100	100	100
in %:	100	60,2	4,7	9,3	25,9				

Tabelle C.

Zahlen der rein zwittrigen Blüten (Prozentzahlen) bei den zehn Revisionen der gynomonoecischen Stöcke, für die neun Versuche getrennt (S. 139).[1])

Revision		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Versuch (06, S. 462 u. 463)	1	90	94	96	**97**	96	88	80	41	12	—
	3	77	79	92	94	**98**	82	74	31	8,6	0,1
	4	52	80	92	98	**98**	90	70	50	15	0,3
	8	48	83	90	85	**87,5**	72	75	55	27	1,8
	9	90	79	92	**94**	90	74	71	47	18	0,3
	10	85	86	80	67	**89**	78	69	50	26	0,7
	12	81	79	93	93	**96**	87	76	50	18	0,5
	13	85	79	90	86	**96**	90	83	55	17	—
	14	76	78	87	93	**96**	79	72	55	31	2,5
zusamm. inkl. Vers. 11		78	82	90,9	90,8	**94,7**	83,4	74,5	47,4	17,7	0,6

Tabelle D.

Zahlen der zwittrigen Blüten mit teilweise fehlgeschlagenen Staubgefäßen (Prozentzahlen) bei den zehn Revisionen der gynomonoecischen Stöcke, für die neun Versuche getrennt (S. 139).

Revision		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Versuch (06, S. 462 u. 463)	1	**9,6**	4,8	—	1,9	1	1	4	4	6,3	0,5
	3	**21**	21	4,3	1	0,6	4,4	4	4,7	5	0,1
	4	**48**	20	8	2	—	0,3	7,3	3.3	4,6	—
	8	**45**	17	8,8	4,7	6,6	14	2,9	5	11	0,9
	9	9,8	**18**	4,8	0,7	5,1	9,8	3,5	7.2	17	0,7
	10	**15**	12	11	4,2	1,4	6,6	6,4	6,4	12	0,3
	12	19	**20**	3,5	3,7	0,8	5,6	6,8	5,3	6,5	—
	13	**15**	8,5	7,5	5,8	0,6	3,6	2,6	5,8	12	—
	14	**24**	17	10	29	2	15	6,4	5	9,2	1,3
zusamm. inkl. Vers. 11		**21**	16	5,9	2,9	1,8	5,5	4,7	5,2	9,0	0,4

Tabelle E.

Zahlen der zwittrigen Blüten mit lauter kontabeszenten Staubgefäßen (Prozentzahlen) bei den zehn Revisionen der gynomonoecischen Stöcke, für die neun Versuche getrennt (S. 139).

Revision		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Versuch (06, S. 462 u. 463)	1	—	1,6	1	0,6	1	2	7	24	**55**	9,5
	3	—	—	3,3	1,5	0,7	6,8	7,1	9,1	**33**	3,8
	4	—	—	—	—	0,6	2,9	10	14	**50**	10
	8	—	—	—	3,9	1,7	4,6	3,3	4	**34**	28
	9	—	3,6	3,6	1,6	3,4	5,2	3,5	15	**36**	29
	10	—	2	9	1,8	1,1	3,5	4,3	0,98	**29**	11
	12	—	12	3,5	—	0,5	5,3	5,1	16	**43**	4.7
	13	—	12	2,5	1,3	1,7	3,6	5.3	11	**49**	2.6
	14	—	5	2,3	0,4	1.6	4.2	6,8	8	**31**	23
zusamm. inkl. Vers. 11		—	2,3	1,2	1,3	1,3	4,3	6,0	12,3	**40,3**	13.2

1) Die drei gynomonoecischen Pflanzen, die bei Versuch 11 neben 33 weiblichen auftraten, sind hier und bei den drei folgenden Tabellen weggelassen.

Tabelle F.

Zahl der echten weiblichen Blüten (Prozentzahlen) bei den zehn Revisionen der gynomonoecischen Stöcke, für die neun Versuche getrennt (S. 139).

Revision		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Versuch (06, S. 462 u. 463)	1	—	—	3	0,6	1	7,9	9	31	27	**90**
	3	1,4	—	—	3,0	0,9	6,4	15	52	53	**96**
	4	—	—	—	—	1,2	6,8	12,5	33	30	**90**
	8	7	—	1	6,5	4,2	9,3	27	36	28	**68**
	9	—	—	—	3,9	1,4	11	23	31	28	**70**
	10	—	—	—	27	8,7	12	21	34	33	**88**
	12	—	—	—	3	2,4	2,6	12	28	32	**95**
	13	—	—	—	7,2	2	3,2	9,4	28	22	**74**
	14	—	—	—	4	0,6	2,4	15	32	29	**73**
zusamm. inkl. Vers. 11		0,9	—	0,7	5,1	2,2	6,8	14,8	35,1	33	**85,8**

Tabelle H.

Zahlen der vier Blütenklassen bei vier Kontrollpflanzen (S. 149 u. Fig. 3).

	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig, Staubgefäße ± verkümmert	III zwittrig, Staubgefäße alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II, III u. IV in %	III u. IV in % Kurve a	IV in % Kurve b
22. 7.—24. 7.	63	55	4	—	4	87,3	12,6	6,3	6,3
25. 7.—27. 7.	111	105	5	—	1	94,6	5,4	0,9	0,9
28. 7.—30. 7.	99	93	2	2	2	93,9	6,1	4,0	2,0
31. 7.—2. 8.	140	132	1	4	3	94,3	5,7	5,0	2,1
3., 4., 6. 8.	128	114	4	1	9	89,1	9,9	7,8	7,0
7. 8.—9. 8.	120	101	7	—	12	84,2	15,8	10,0	10,0
10. 8.—12. 8.	125	85	8	9	23	68,0	32,0	25,6	18,0
13. 8.—15. 8.	142	121	1	1	19	85,2	14,8	14,1	13
16. 8.—18. 8.	89	76	1	1	11	85,4	14,6	13,5	12
19. 8.—21. 8.	114	93	2	2	17	81,6	18,4	16,7	15
22. 8.—24. 8.	54	30	4	4	16	55,5	44,5	37,0	30
25. 8.—27. 8.	45	16	6	7	16	35,6	64,4	51,0	36
28. 8.—30. 8.	74	10	11	39	14	13,5	86,5	71,6	19
31. 8.—2. 9.	51	2	1	28	20	3,9	96,1	94,1	39
3. 9.—5. 9.	79	2	1	19	57	2,5	97,5	96,2	72
6. 9.—8. 9.	49	—	—	1	48	—	—	100,0	98
9. 9.—11. 9.	54	—	—	1	53	—	—	100,0	98
	1536	1035	58	110	334	67,4	71,1 II allein 3,7	28,9 III allein 7,2	21,7

Tabelle G.

Zahlen der vier Blütenklassen bei vier Pflanzen, denen die offenen Blüten täglich genommen wurden (S. 149 u. Fig. 3).

	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig, Staubgefäße ± kontabeszent	III zwittrig, Staubgefäße ganz kontabeszent	IV weiblich	I in %	II, III u. IV in % Kurve c	III, IV in % Kurve d	IV in %
22. 7.—24. 7.	69	68	—	—	1	98,6	1,4	1,4	1,4
25. 7.—27. 7.	96	96	—	—	—	100	—	—	—
28. 7.—30. 7.	93	86	6	1	—	92,5	7,5	1,1	—
31. 7.—2. 8.	145	126	5	—	14	85,7	14,3	9,6	9,6
3., 4., 6. 8.	161	133	11	—	17	82,6	17,4	10,6	10,6
7. 8.—9. 8.	151	97	9	—	45	64,2	35,8	29,8	29,8
10. 8.—12. 8.	208	141	16	2	49	68,1	31,9	24,5	23,6
13. 8.—15. 8.	263	169	16	—	78	64,3	35,7	29,7	29,7
16. 8.—18. 8.	181	127	14	1	39	70,2	29,8	22,1	21,6
19. 8.—21. 8.	211	129	13	1	68	61,1	38,9	32,7	32,2
22. 8.—24. 8.	318	174	29	2	113	54,7	45,3	36,2	35,5
25. 8.—27. 8.	118	56	9	4	49	47,5	52,5	44,9	41,5
28. 8.—30. 8.	133	48	14	—	71	36,1	63,9	53,4	53,4
31. 8.—2. 9.	183	50	24	2	107	27,3	72,7	59,6	58,5
3. 9.—5. 9.	163	33	7	1	122	20,4	79,6	75,5	74,8
6. 9.—8. 9.	166	29	9	1	127	17,5	82,5	77,1	76,5
9. 9.—11. 9.	208	21	8	—	179	11,7	88,3	86,1	86,1
	2867	1583	190	15	1079	55,2	44,8	38,2	37,6
							II allein 6,6	III allein 0,6	

Tabelle J.

Zahl der Stöcke, die an einem bestimmten Tage ihre ersten Blüten öffneten (S. 155).

Nummer d. Versuchs (06, S. 462 u. 463)	Zahl der Pflanzen	Juni		Juli														
		29.	30.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.—21.
Gynomon. Pflanz.																		
1	66	—	—	—	1	4	10	21	4	9	2	6	6	—	1	—	1	1
3	64	—	—	—	—	1	3	14	14	11	7	3	7	1	2	—	—	1
4	35	—	—	—	—	1	6	7	7	3	1	2	4	3	1	—	—	—
8	36	1	1	1	4	4	3	5	4	1	2	2	1	1	2	1	2	1
9	37	—	1	2	5	3	6	6	5	4	4	1	—	—	—	—	—	—
10	36	—	—	—	—	—	1	6	4	4	4	5	7	2	1	—	1	1
11	3	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	—	—	—	—
12	38	—	—	1	2	8	6	11	2	1	2	4	1	—	—	—	—	—
13	38	—	—	—	—	2	7	10	6	2	4	6	1	—	—	—	—	—
14	36	—	1	3	1	7	3	8	2	4	2	—	1	4	—	—	—	—
zusammen	389	**1**	**3**	**7**	**13**	**30**	**45**	**88**	**48**	**40**	**28**	**30**	**28**	**12**	**7**	**1**	**4**	**4**
in Prozent		0,26	0,77	1,8	3,3	7,7	11,6	22,6	12,3	10,3	7,2	7,7	7,2	3,1	1,8	0,26	1,0	1,0

Fortsetzung der Tabelle J.

Nummer d. Versuchs (06, S. 462 u. 463)	Zahl der Pflanzen	Juni 29.	Juni 30.	Juli 1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	15	15.–21.
weibliche Pflanzen																		
5	65	—	—	1	—	11	15	15	9	4	2	1	4	1	—	—	—	—
7	6	—	—	—	3		1	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—
11	33	—	—	—	—	4	2	11	2	5	2	3	2	1	1	—	—	—
zusammen	104	—	—	**1**	**3**	**15**	**18**	**26**	**11**	**9**	**4**	**5**	**6**	**3**	**1**	—	—	—

Tabelle K.

Durchschnittliche Zahl der Blüten pro Stock bei den gynomonoecischen und weiblichen Pflanzen (S. 157).

Nummer des Versuchs (06, S. 462 u. 463)	Zahl der Stöcke	Zahl der Blüten	pro Pflanze
Gynomonoecische Stöcke:			
1	67	3074	46
3	64	3625	57
4	35	1962	56
8	36	1862	52
9	37	1918	52
10	36	1757	49
11	3	108	36
12	38	2131	56
13	38	2005	53
14	36	1927	54
zusammen	390	20 406	52,3
Weibliche Stöcke:			
5	65	4679	72
7	6	760	127
11	33	1888	57
zusammen	104	7327	70,4

II. *Geum intermedium.*

Tabelle L.

Zahl der zwittrigen, teilweise und ganz männlichen Blüten an 18 Stöcken[1] (S. 126).

Nummer der Pflanze	Gesamt-zahl	zwittrig	zwittrig, Gynäc. ± reduc.	männlich	zwittrig in %	zwittrig, Gynäc. ± reduc. in %	männlich in %
1	64	—	1	63	—	2	**98**
2	36	—	1	35	—	3	**97**
3	67	2	2	63	3	3	**94**
4	54	2	1	51	4	2	**94**
5	73	1	9	63	1	12	**86**
6	14	1	1	12	7	7	**86**
7	33	4	2	27	12	6	**82**
8	169	25	19	125	15	12	**74**
9	194	24	29	141	12	15	**73**
10	130	28	11	91	22	8	**70**
11	77	30	1	46	39	1	**60**
12	94	37	8	49	40	8	**52**
13	59	44	2	13	75	3	**22**
14	76	59	2	15	78	3	**20**
15	60	40	11	9	67	18	**15**
16	88	71	5	12	80	6	**14**
17	67	57	2	8	85	3	**12**
18	130	110	8	12	85	6	**9**

Literatur-Verzeichnis.

Breitenbach, W., 1884, Einige neue Fälle von Blumen-Polymorphismus. Kosmos, Bd. II des VIII. Jahrg. S. 206.

Burck, W., 1905, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Extrait du Recueil des Travaux botaniques Néerlandais. Vol. 1, 2.

— 1906, On plants which in the natural state have the charakter of eversporting varieties in the sense of the mutation theory. Kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, Proceed., April 27, 1906.

Correns, C., 1900, Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XVIII, S. 422.

1) Es sind, besonders bei den Pflanzen 13 bis 18, nicht alle Blüten gezählt worden; bei den untersuchten wurde aber keine bestimmte Wahl getroffen.

Correns, C., 1904, Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. XXII, S. 506.

— 1095 a, Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XLI, S. 458.

— 1905 b, Weitere Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. XXIII, S. 452.

— 1906 a, Ein Vererbungsversuch mit Dimorphotheca pluvialis. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. XXIV, S. 162.

— 1906 b, Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodioecischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. XXIV, S. 459.

Darwin, Ch., 1877, The different Forms of Flowers. London.

Delpino, F., 1867, Sull'opera „la distribuzione dei sessi nelle piante" del prof. Hildebrand. Milano.

Düsing, C., 1884, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jena.

Errera, L. et Gevaert, G., 1878, Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs etc. Bull. Soc. roy. de botan. Belgique, t. XVII, S. 38 u. f.

Gaertner, C. F., 1844, Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse usw. Stuttgart.

Goebel, K., 1904, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Centralbl. Bd. XXIV, S. 673, 737, 769.

Günthart, A., 1904, Blütenbiologische Untersuchungen. No. 2. Beiträge zur Blütenbiologie der Dipsaceen. Flora, Bd. 93, S. 199.

Ludwig, F., 1879, Über die Blütenformen von *Plantago lanceolata* L. und die Erscheinung der Gynodioecie. Zeitschr. f. d. Ges. Naturw. III. Folge, Bd. IV, S. 441.

— 1885 a, Die Gynodioecie von Digitalis ambigua Murr. und Digitalis purpurea L. Kosmos, Bd. I des IX. Jahrg., S. 107.

— 1885 b, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Biolog. Centralbl., Bd. IV, S. 225.

Magnus, P., 1881, Der Gynodioecismus von *Succisa pratensis* M. u. K. und einige denselben begleitende Erscheinungen. Gesellsch. naturf. Freunde z. Berlin, Sitzg. v. 15. Nov., S. 137.

Moewes, F., 1883, Über Bastarde von *Mentha arvensis* und *Mentha aquatica*, sowie die sexuellen Eigenschaften hybrider und gynodioecischer Pflanzen. Englers Botan. Jahrb., Bd. IV, S. 189.

Mohl, H. von, 1863, Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. Botan. Zeitung, Bd. XXI, S. 309.

Müller, H., 1873, Die Befruchtung der Blumen dnrch Insekten usw. Leipzig.

— 1881, Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig.

— 1881, Gradations between Hermaphroditism and Gynodioecism. Nature T. 24.

Ogle, W., 1870, The Fertilisation of some Plants. Popul. Science Rev. Vol. IX, p. 45 (zitiert nach Knuth's Handbuch).

Raunkiär, C., 1905, Om Talforholdene mellem Kønnene hos tvebo Planter og om Talforholdet mellem hunlige og tvekønnede Individer i Afkommet af Hunplanter og tvekønnede Planter hos Gynodiøcister. Meddelelser fra d. Botan. Foren. i København, 26. Bind, p. LXXXVI.

Raunkiär, C., 1906, Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. Acad. Roy. d. Sciences et d. Lettres de Danemark, Bull. No. 1.

Schulz, A., 1885, Die biologischen Eigenschaften von Thymus chamaedrys Fries und Th. angustifolius Pers. Deutsch. botan. Monatsschr. S. 152 u. S. 184.

— 1888, Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Biblioth. Botan. Heft 10.

— 1890, II. Teil. Ibid. Heft 17.

Strasburger, E., 1900, Versuche mit dioecischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biolog. Centralblatt, Bd. XX, S. 657 u. f.

Uexküll-Gyllenband, M. v., 1901, Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechtsverteilung bei den Compositen. Biblioth. Botan. Heft 52.

Vöchting, H., 1893, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXV, S. 149.

Willis, J. C., 1892a, On Gynodioecism in the Labiatae (First paper). Proceed. of the Cambr. Philos. Soc. Vol. VII, Pt. VI, p. 349.

— 1892b, Gynodioecism in the Labiatae (Second paper). Ibid. Vol. VIII, Pt. I, p. 17.

— 1893, On Gynodioecism (Third paper), with a preliminary note upon the origin of this and similar phenomena. Ibid. Vol. VIII, Pt. III, p. 129.

Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen.

Von

Hans Fitting.

Mit 26 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Von allen Reizleitungsvorgängen, die bei den Pflanzen vorkommen, sind zweifellos jene am merkwürdigsten, welche tropistische Krümmungen auslösen. Denn sie bedingen nicht nur die Quantität, sondern auch die Qualität der Reizreaktion, und zwar in einer Weise, wie es bei keinem anderen Reizleitungsvorgange der Fall ist. Bei den tropistischen Reizvorgängen wird ja bekanntlich nicht nur durch die Qualität der Transmission bestimmt, ob die Reaktion eine geotropische, phototropische, traumatotropische usw. ist, sondern in jedem einzelnen Falle außerdem noch die Richtung, in der die Krümmung erfolgen soll. Die Richtung der Krümmung nämlich hängt, abgesehen davon, ob sie positiv oder negativ ausfällt, irgendwie von derjenigen Stelle des Perzeptionsorganes ab, an der der Reizanlaß hauptsächlich angreift. Danach ist also die tropistische Reaktion eine Funktion der sensorischen und der duktorischen Prozesse des ganzen Reizvorganges.

Wenn man diese Tatsachen überblickt, so drängt sich einem unmittelbar die Frage auf: In welcher Weise ist bei den Tropismen das Perzeptionsorgan mit der Reaktionszone so verkettet, daß der äußere Reizanlaß indirekt die Richtung der Krümmung bestimmen kann? Die Lösung dieses Problems würde in verschiedener Hinsicht von großem Interesse sein. Es könnte dadurch eine gewisse Einsicht in den Transmissionsvorgang gewonnen werden und möglicherweise auch einiges Licht auf die Vorgänge fallen, die sich in der Perzeptionszone bei der Perzeption abspielen und die duktorischen Prozesse einleiten.

Es ist bisher sehr wenig geschehen, dieses für die Reizphysiologie wichtige Problem der Reizverkettung aufzuhellen und die Fragestellung soweit als möglich durch Versuche einzuengen. Einige mehr nebenher angestellte Versuche von Czapek (1898, S. 216 ff.), Němec (1901 a, b, c) und Pollock (1900, S. 14 ff.), durch welche eigentlich nur ermittelt werden sollte, ob die tropistische Reizleitung eine reine Längsleitung ist oder ob auch eine Querleitung vorkommt, haben den Kern des Problems nicht berührt. Czapek beobachtete an Wurzeln, die er horizontal gelegt hatte, geotropische Krümmungen, nachdem sie in 2 mm Entfernung von der Spitze quer bis zur Mitte halb durchschnitten worden waren. Diese und ähnliche Versuche Němecs, aus denen Němec (1901 a, S. 133 ff.) glaubte folgern zu können, daß der geotropische Reiz bei den Wurzeln von *Vicia Faba* in den „Fibrillenbündeln" des Pleroms geleitet werde, sind schon deshalb nicht einwandfrei, weil wir ja nicht sicher wissen, ob nicht auch in der Wachstumszone der Wurzel eine geotropische Perzeption möglich ist. Auch die analogen Versuche Pollocks über die Leitung des traumatotropen Reizes in der Wurzel von *Vicia Faba*, aus denen er nur schließt, daß die Reizleitung in der Längsrichtung ebensogut möglich sei wie in der Querrichtung, gestatten noch keinen Einblick in die Reizverkettung; zudem sind sie ebenfalls nicht einwandfrei. Sie wären es nur, wenn ganz allein die Wurzelspitze, nicht aber die Streckungszone befähigt wäre, den traumatotropen Reiz zu perzipieren. Darüber fehlen aber sichere Aufschlüsse[1]). Ich fand bei einer Nachprüfung im Gegensatz zu Pollock, daß bei *Vicia Faba* und anderen Pflanzen die Durchtrennung der einen Rindenhälfte in 2 bis 3 mm Entfernung von der Spitze bei einer sehr großen Zahl von Keimlingswurzeln schon genügt, um eine traumatotrope Krümmung auszulösen. Ich werde über diese Versuche im Verlaufe meiner Arbeit eingehender berichten.

Gerade diejenigen Fragen, die für die Aufhellung des Problems der tropistischen Reizverkettung besonders wichtig sind, wurden also durch die bisherigen Versuche nicht präzisiert, noch wurde ihre Lösung angestrebt. Diese Erwägungen gaben mir in Anbetracht des großen Interesses, welches das Problem bietet, die Veranlassung, durch eigene Untersuchungen die Lücke nach Möglichkeit auszufüllen. Von vornherein ließ sich sagen, daß die Wurzeln keine günstigen Objekte sind. Glücklicherweise braucht man nicht erst

1) Vergl. die Zusammenfassung bei Fitting 1905, S. 721.

zu suchen, um geeignetes Material zu finden. Ch. Darwin (1881) und Rothert (1894) haben uns ein solches in den phototropisch empfindlichen Keimlingen der Gräser und anderer Pflanzen kennen gelehrt. Unter ihnen galt es diejenigen auszusuchen, mit denen sich leicht entsprechende phototropische Versuche anstellen lassen und die verhältnismäßig wenig durch Verwundungen beeinflußt werden. Schon eine Durchsicht der Arbeit Rotherts ließ erkennen, daß von seinen Versuchspflanzen wohl die Coleoptilen von *Avena sativa* in jeder Hinsicht am geeignetsten sein würden. Denn bei ihnen wird, wie schon Rothert (1894, S. 191 ff.) zeigte, weder die phototropische Krümmungsfähigkeit und Empfindlichkeit noch auch die phototropische Reizfortpflanzung (Rothert 1894, S. 64 ff.) durch Wundreiz wesentlich herabgesetzt. An diese Versuche konnte also eine eingehendere Untersuchung über das Wesen der Reizleitung mit Aussicht auf einigen Erfolg anknüpfen. Von Rothert ist in dieser Richtung nicht weitergearbeitet worden.

A. Experimenteller Teil.

Abschnitt I. Allgemeine Versuchsmethodik.

Als hauptsächliches Versuchsobjekt diente mir sonach zunächst *Avena sativa*, und zwar eine leicht keimende Hafersorte („weißer Riesenhafer von Ligowo"), die von Haage & Schmidt in Erfurt bezogen wurde. Die Anzucht geschah in gleicher Weise wie bei Rothert: Von den, der Spelzen befreiten und hierauf 24 Stunden lang in flacher Wasserschicht eingeweichten Körnern wurden nur diejenigen zur Aussaat ausgesucht, deren Würzelchen und Koleoptilen annähernd gleich weit ausgekeimt hatten. Diese Keimlinge wachsen im Dunkeln außerordentlich gleichmäßig bis zu der jeweils gewünschten Länge der Koleoptilen heran, wenn sie in fein gesiebte Gartenerde gepflanzt werden. Auch in den Belichtungsmethoden, die zum Nachweise der phototropischen Reizleitung dienten, konnte ich völlig Rothert folgen. Nur die allgemeine Versuchsanordnung mußte bald nach Beginn der Versuche in besonderer Weise gestaltet werden. Sogleich bei den ersten Versuchsreihen traten nämlich immer wieder Schwierigkeiten ein, welche die Fortsetzung der Untersuchung gänzlich in Frage zu stellen schienen. Sie ließen sich aber schließlich dadurch beheben, daß ich nur jüngere.

1 bis 2 cm lange Koleoptilen, die vor Versuchsbeginn dauernd in völlig gleichmäßigen, günstigen Außenbedingungen bei Zimmertemperatur gehalten wurden, für die Versuche verwendete. Solche Keimlinge zu ganz bestimmter Tagesstunde zu erhalten, bereitet übrigens, einige Konstanz der Außenbedingungen vorausgesetzt, gar keine Schwierigkeit, wenn man nur die Körner jedesmal zu bestimmter Stunde mit Wasser übergießt und zu bestimmter Zeit aussäet. Außerdem erwies es sich als überaus zweckmäßig, die Versuche in möglichst optimaler Temperatur anzustellen. Ich verwendete deshalb stets als „phototropische Kammer“ einen größeren, innen geschwärzten Wärmekasten, in dessen Schiebetür zwei durch einen Zwischenraum von 2,3 cm getrennte, große Glasplatten eingelassen waren. Die Temperatur wurde auf 29° bis 31° gehalten. Den Auerbrenner stellte ich so auf, daß der Glühstrumpf, in gleichem Niveau wie die Koleoptilen, 20 bis 25 cm von der äußeren Glasplatte der Tür und ca. 40 bis 45 cm von den Keimlingen entfernt war. Die Tür wurde bis auf einen 2 bis 3 cm breiten, in entsprechender Höhe belassenen Spalt durch schwarzes Papier verdunkelt. Kontrollversuche zeigten, daß die Wärmestrahlen der Lichtquelle bei dieser Versuchsanordnung in keiner Weise störend wirken können.

Über die Vorsichtsmaßregeln, die während der Operation der Keimlinge, sowie überhaupt während der Vorbereitung der Koleoptilen für die Versuche angewendet werden mußten, um einwandfreie Ergebnisse zu erhalten, sei gleich an dieser Stelle noch folgendes bemerkt: Selbstverständlich ließ es sich nicht umgehen, die Keimlinge während dieser Zeit zu belichten. Ich sorgte nun durch Rotation der Kulturgefäße stets dafür, daß das Licht zunächst ca. 1 bis 2 Minuten lang allseitig gleichmäßig und hiernach während der weiteren Vorbereitungen ebenfalls allseitig oder von genau entgegengesetzter Seite wie in den nachfolgenden Versuchen einfiel. Um aber weiter dem Einwande von vornherein zu begegnen, es könnten meine Beobachtungen teilweise doch auf einer einseitigen Belichtung während der Vorbereitung der Pflanzen für die Versuche beruhen, habe ich noch einige Versuche folgender Art angestellt: Kulturgefäße wurden aus dem Dunkelschrank herausgenommen, 10 Min. lang, d. h. länger als die Vorbereitung meiner Keimlinge im allgemeinen dauerte, einseitig belichtet und hierauf 5 bis 6 Stunden lang in den dunklen Wärmekasten gestellt. Andere Kulturgefäße wurden vor der einseitigen Belichtung 1 bis 2 Minuten lang am Lichte rotiert. In

keinem Fall ließen die Keimlinge nach Beendigung der Versuche die geringsten phototropischen Krümmungen erkennen. Außerdem wurde, soweit es irgend angängig war, zu jeder Sorte von Versuchen eine genügende Anzahl von Kontrollversuchen angestellt, die an der Richtigkeit der Hauptergebnisse gar keinen Zweifel lassen.

In fast allen meinen Versuchen wurden die Keimlinge irgendwie, durch Quereinschnitte oder durch Spaltung der Spitze, verwundet. Dazu diente ein kleines, scharfes Messerchen oder eine Starnadel. Die Spitze läßt sich am leichtesten und gleichmäßigsten spalten, wenn man mit einer geschärften, dünnen Starnadel in der jeweils gewünschten Entfernung von der Spitze das Keimblatt durchsticht und aufschlitzt. Um die gespaltene Spitze vor Austrocknung zu schützen, habe ich sie stets mit einseits zugeschmolzenen, entsprechend weiten Glasröhrchen bedeckt, die unter der Luftpumpe mit Wasser gefüllt worden waren.

Die Umrißzeichnungen der Keimlinge, die in natürlicher Größe reproduziert sind, fertigte ich ebenso an wie Rothert (1894, S. 23 ff.). Doch habe ich mich darauf beschränkt, in den Figuren denjenigen Kontur wiederzugeben, der mit dem Bleistift direkt nach dem Original gezeichnet werden konnte. Der Lichteinfall ist stets von der rechten Seite her gedacht. Die Beleuchtungsgrenze ist durch zwei gerade Striche, die Wundstelle durch das Zeichen > angezeigt.

Abschnitt II. Einfluß der verschiedenartigen Verwundungen auf die Koleoptilen von Avena.

Ehe ich auf meine Reizleitungsversuche eingehe, wird es zunächst nötig sein, über Vorversuche zu berichten, die den Einfluß der verschiedenartigen, angewendeten Verwundungen auf die Koleoptilen bei den geschilderten Versuchsbedingungen beurteilen lassen. In Rotherts Abhandlung (1894) fand ich darüber für meine Zwecke nicht ausreichende Angaben.

A. Wie das Wachstum beeinflußt wird, lehren folgende Versuche.

Versuch 1. *Avena sativa.*

In einem Satze mit $1/2$ bis 1 cm langen, etiolierten Keimlingen wurden gleich lange Koleoptilen zu Paaren ausgesucht und markiert. In den einen Keimling jedes Paares wurde in der Mitte zwischen Basis und Spitze ein querer Einschnitt durch den halben Umfang gemacht. Nach 7 stündigem Aufenthalt in dem verdunkelten Wärmekasten bei 31° betrug die Länge der Koleoptilen, von der Oberfläche der Erde des Kulturgefäßes an gemessen, in cm:

bei Paar	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
unverwundet	2,2	2,15	2,1	2,05	2,05	2,05	1,9	1,9	1,9	1,85	1,8	1,8	1,65	1,6	1,45
verwundet	2,1	2,0	1,9	1,85	1,85	1,85	1,7	1,5	1,6	1,7	1,7	1,45	1,45	1,5	1,4
Unterschied	0,1	0,15	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4	0,3	0,15	0,1	0,35	0,2	0,1	0,05

Unterschied im Mittel: — 0,19 cm.

Die weiteren Versuche, die in ganz gleicher Weise angestellt wurden, seien in einer Tabelle zusammengestellt.

Versuchszahl	Art der Verwundung	Gemessene Paare	Mittlerer Unterschied in der Länge zugunsten der unverwundeten Koleoptilen, nach 7 Stunden
2	Ein querer Einschnitt durch den halben Umfang, 1 mm unterhalb der Spitze, 31°.	11	0,04 cm
3	Zwei quere Einschnitte von entgegengesetzten Seiten, je durch den halben Umfang in der Mitte zwischen Basis und Spitze, 1 mm voneinander entfernt, 31°.	14	0,53 cm — Bei Schluß der Versuche haben die Laubblätter bei der Mehrzahl der verwundeten Keimlinge die Koleoptilen durchbrochen.
4	ebenso, 21°.	18	0,4 cm
5	Die Spitze in einer Länge von 1 mm durch einen Quereinschnitt abgetrennt, auf die Stümpfe mit Wasser gefüllte Glaskäppchen gesetzt, 29°.	13	0,31 cm unter Berücksichtigung des entfernten Spitzenstückes.
6	Spitzen der Koleoptilen in einer Länge von ca. 0,5—0,8 cm von der Schmalseite[1]) halbiert, 29°.	25	0,36 cm
7	ebenso von der Breitseite[1]) halbiert, 29°.	22	0,2 cm
8	Spitzen ebenso von der Schmalseite halbiert, die eine Hälfte abgeschnitten, 29°.	14	0,2 cm
9	Wie in 8, nach Halbierung von der Breitseite, 29°.	16	0,2 cm

1) Da die Koleoptilen der Gräser bekanntlich bilateral symmetrisch gebaut sind (vgl. Rothert 1894, S. 25 ff.), so muß man zur Beurteilung des Einflusses von Längseinschnitten auf Wachstum und phototropische Krümmungsfähigkeit die Orientierung der Einschnitte berücksichtigen. Spaltet man die Spitze der etwas abgeplatteten Koleoptile von der Breitseite, so erhält man zwei spiegelbildliche Lappen, deren jeder in der Mitte von einem Gefäßbündel durchzogen ist. Spaltet man dagegen von der Schmalseite, so werden beide opponierte Gefäßbündel selbst gespalten und bleibt kein unverletztes Bündel erhalten.

Das Wachstum erstreckt sich in diesen Versuchen auch noch auf die gespaltenen Spitzenteile. Wird die Spitze nicht ganz genau median gespalten, so daß der eine Lappen den größeren Teil, der andere nur ein kleines Stückchen der eigentlichen Spitze besitzt, so findet man, daß nach 7 bis 8 Stunden der größere Lappen in seinem Wachstume dem kleineren stets um ca. 2 mm vorangeeilt ist!

Wie man sieht, beeinflussen Einschnitte das Wachstum der Koleoptilen von *Avena* verhältnismäßig recht wenig. Ja selbst, wenn die ganze Spitze in einer Länge von 1 mm abgeschnitten wird, ist die Verlangsamung des Wachstums in den 7 Stunden nach der Operation nur unbedeutend.

Eine vorübergehende, völlige Wachstumshemmung habe ich wie Rothert (1894, S. 195) an den Koleoptilen nach der Verwundung ebenso wenig mit Sicherheit beobachten können, wie eine spätere deutliche Wachstumsbeschleunigung.

Im übrigen ließ die Temperatur, die während der Versuche herrschte (20° und 29° bis 31°), keinen Einfluß auf den Erfolg der Verwundungen erkennen.

B. Wenn auch das Wachstum der Koleoptilen durch einen queren Einschnitt kaum verlangsamt wird, so macht sich doch ein anderer Einfluß der Verwundung geltend, dessen Kenntnis für die Beurteilung der entsprechenden Reizleitungsversuche sehr wichtig ist. Macht man nämlich einen queren Einschnitt in der Mitte zwischen Basis und Spitze durch den halben Umfang der Koleoptilen, so findet man nach einigen Stunden sehr viele Keimlinge gekrümmt, und zwar in ganz gesetzmäßiger Beziehung zur Wundstelle, wie folgende Versuche zeigen:

Versuch 10. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge vor Versuchsbeginn 1 bis 1½ cm lang. Bei 48 Koleoptilen wurde in der Mitte zwischen Basis und Spitze ein querer Einschnitt durch den halben Umfang gemacht, und zwar so, daß sich die Einschnitte in den beiden Hälften der Kulturschale auf entgegengesetzten Seiten befanden. Temp. 32°.

2 Stunden nach Versuchsbeginn sind die unverwundeten Koleoptilen, abgesehen von den üblichen, unregelmäßigen Nutationen (vergl. Rothert 1894, S. 27 ff.) gerade; von den verwundeten sind 24 gerade, 24 ausgesprochen wenn auch nicht sehr intensiv von der Wundstelle weggekrümmt. Die Krümmung erstreckt sich hauptsächlich auf die von der Wunde basalwärts gelegenen Teile, doch ist sie bei einigen Keimlingen auch in dem Spitzenteile wahrnehmbar. Einige Beispiele siehe in Fig. 1a.

8 Stunden nach Versuchsbeginn sind die unverwundeten Keimlinge gerade; von den verwundeten sind 26 gerade, 22 nach der Wunde hin gekrümmt. Die Krümmung erstreckt sich nur auf den Basalteil und ist bei einigen Keimlingen ziemlich stark (Fig. 1 b).

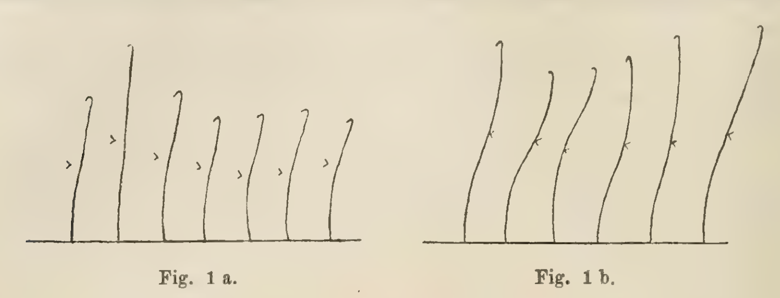


Fig. 1 a. Fig. 1 b.

Versuch 11. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge 1 bis $1^1/_2$ cm lang. Alles wie im vorigen Versuche. Es wurden 27 Koleoptilen verwundet. Temp. 32°.

Nach 2 Stunden: Mehrzahl der verwundeten Keimlinge gerade, 6 bis 7 von der Wundstelle weggekrümmt.

Nach $3^1/_2$ Stunden: ebenso.

Nach 5 Stunden: Wie vorher sind noch einige Keimlinge von der Wundstelle weggekrümmt, einige (6 bis 8) sind nach der Wunde hingekrümmt.

Nach 8 Stunden sind von den 27 verwundeten Keimlingen 16 nach der Wunde hingekrümmt, 11 gerade. Die Krümmung ist ausgesprochen, wenn auch nicht sehr intensiv.

Versuch 12. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge 1 bis $1^1/_2$ cm lang. Es wurden 20 Keimlinge in der Mitte zwischen Basis und Spitze, 27 1 bis 2 mm unter der Spitze durch einen queren Einschnitt verwundet. Temp. 32°.

Nach 3 Stunden sind die an der Spitze verwundeten Keimlinge gerade; die Mehrzahl der in der Mitte verwundeten ist von der Wunde weggekrümmt.

Nach $7^1/_2$ Stunden sind von den an der Spitze verwundeten 17 gerade, 10 kaum merklich nach der Wunde hingekrümmt. Von den in der Mitte verwundeten sind 15 gerade, 5 ausgesprochen nach der Wunde hingekrümmt.

Es wurden noch weitere ähnliche Versuche ausgeführt, im ganzen mit 233 in der Mitte zwischen Basis und Spitze und mit 105 direkt unterhalb der Spitze verwundeten Keimlingen. Nach 2- bis 3 stündiger Versuchsdauer war von den ersteren etwa die eine Hälfte ein wenig von der Wunde weggekrümmt, die andere Hälfte gerade; von den letzteren die Mehrzahl gerade. Nach 6- bis 7-stündiger Versuchsdauer waren von den in der Mitte verwundeten 149 (64 %) nach der Wundstelle hingekrümmt, 84 (36 %) gerade; von den unterhalb der Spitze verwundeten 40 (38 %) entsprechend gekrümmt, 65 (62 %) gerade. Das Ergebnis war übrigens für Zimmertemperatur (21 bis 23°) und 32° annähernd gleich.

Ähnliche Versuche wurden auch in folgender Weise gemacht: Die Spitze der Koleoptilen wurde bis zu einer Länge von 0,7 cm gespalten (sowohl von der Schmalseite, als auch, in anderen Versuchen, von der Breitseite), die eine Hälfte entfernt und mit Wasser gefüllte Glasröhrchen auf die Koleoptilen gestülpt. Diese Keimlinge zeigten ganz das gleiche Verhalten wie die, in die nur ein Querschnitt gemacht worden war. Nach 8stündigem Aufenthalt im verdunkelten Wärmeschrank waren von 45 Versuchskeimlingen 30 (67 %) nach der Wundstelle hingekrümmt, 15 (33 %) gerade. Spaltet man die Spitze, ohne die eine Hälfte zu entfernen, so krümmen sich die Koleoptilen nicht.

Bei vielen Keimblättern von *Avena* tritt also nach der einseitigen Verwundung zwischen Basis und Spitze zunächst eine, wenn auch nur geringe Wegkrümmung von der Wundstelle ein, die sich hauptsächlich in den basalen Teilen der Koleoptilen, manchmal aber auch im Spitzenteil, geltend macht. Nach einigen weiteren Stunden erfolgt dagegen eine meist etwas ausgesprochenere Krümmung nach der Wunde hin und zwar im allgemeinen bei ähnlich vielen Keimlingen (60—70 %), wie sich zuvor entgegengesetzt gekrümmt hatten. Sie bleibt auf den basalen Teil beschränkt.

Es ist das Wachstum demnach auf der verwundeten Seite gegenüber der unverwundeten voraussichtlich zuerst ein wenig begünstigt, sodann benachteiligt. Der Gedanke liegt nahe, daß die erste Krümmung etwa der traumatotropischen Reaktion der Wurzeln zu vergleichen sein könnte. Es ist aber außerordentlich schwer, dies zu erweisen, und dies umso mehr, als das Wesen der traumatotropen Krümmungen bisher nicht klar genug erkannt ist. Jedenfalls zeigen meine Versuche, daß der Keimlingsspitze keine besondere Bedeutung zukommt: Wird sie einseitig durch Einschnitte (oder durch Ansengen) verwundet, so tritt die Wegkrümmung von der Wundstelle nur höchst selten ein.

Ausschluß der einseitigen Schwerewirkung am Klinostaten beeinflußt die Krümmungen so gut wie gar nicht; eine Verstärkung macht sich nicht geltend. Auch wenn die Einschnitte mehr als 1/2 des Umfanges umfassen, wird übrigens die Krümmung nicht stärker. Ich habe es deshalb aufgegeben, diese immerhin unbedeutenden Krümmungsvorgänge weiter zu verfolgen.

Verwundet man die Keimblätter nicht einseitig, sondern macht man in der Mitte zwischen Basis und Spitze doppelseitig je einen Einschnitt durch den halben Umfang, so krümmen sich die Koleoptilen nicht in gesetzmäßiger Weise. Geprüft wurden in dieser Weise 50 Keimlinge. Sind die beiden Einschnitte ungleich, etwa so, daß der obere $1/4$, der untere $3/4$ des Umfanges ausmacht oder umgekehrt, so beobachtet man nach 5 bis 6 Stunden bei einer Anzahl von Keimlingen eine geringe Krümmung nach der größeren Wunde hin.

C. Es mußte weiter darüber Klarheit gewonnen werden, wie sich die auf verschiedene Weise verwundeten Keimlinge im Verhältnisse zu den unverwundeten bei einseitiger Beleuchtung phototropisch krümmen. Es zeigte sich, wie nach Rotherts Beobachtungen (1894, S. 204 ff.) zu erwarten war, daß sowohl bei Zimmertemperatur wie auch bei optimaler Temperatur ein querer, einseitiger Einschnitt auf der Vorderseite, der Hinterseite oder einer der beiden Flanken (bezogen auf den Lichteinfall) so gut wie gar keinen, doppelseitige Einschnitte bis zur Mitte nur einen ganz unbedeutenden Einfluß auf den zeitlichen Beginn und auf die Intensität der Krümmung haben. An dekapitierten Keimlingen scheint die von Rothert erwiesene Regeneration der physiologischen Spitze (1894, S. 201) bei 30 bis 32^0 etwas eher zu erfolgen als bei Zimmertemperatur. Doch ließ sich ein ganz sicheres Urteil darüber nicht gewinnen.

Ebensowenig hat die Spaltung der Spitze[1]) bis zu 1 cm Länge von der Schmal- oder von der Breitseite einen wesentlich verzögernden Einfluß auf den Beginn und den Fortschritt der Krümmung. Ja selbst, wenn man die eine Hälfte entfernt[1]), wird zwar die Verzögerung ganz wenig größer, bleibt aber immer noch klein gegenüber solchen Keimlingen, denen man 1 cm der Spitze dekapitiert hat (vergl. den in Abschnitt V mitgeteilten Versuch 29).

Über die interessanten phototropischen Krümmungen der halbierten Spitzen soll später in einem besonderen Abschnitte berichtet werden.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen:

---

1) Vorausgesetzt, daß man mit Wasser gefüllte Glaskäppchen über die verwundeten Teile stülpt.

A. Eine einseitige Verwundung der Koleoptilen durch einen queren Einschnitt, sowie Spaltung der Spitze der Keimblätter bis zu 1 cm Länge hemmt das Wachstum des Kotyledo so gut wie gar nicht. Doppelseitige quere Einschnitte, je durch den halben Umfang der Koleoptilen, ebenso Dekapitation der Koleoptilen. bewirken eine, wenn auch geringe, so doch ausgesprochene Wachstumsverlangsamung.

B. Bei einseitiger Verwundung durch einen queren Einschnitt krümmen sich viele Koleoptilen zunächst in ganz geringem Maße von der Wundstelle weg, sodann nach einigen Stunden eine größere Zahl nach der Wundstelle hin. Doppelseitige, gleichstarke Verwundung hat keine Krümmung zur Folge.

C. Mit einem oder zwei Quereinschnitten versehene Keimlinge krümmen sich bei 20° und bei 30 bis 32° ebenso oder fast ebenso schnell und ebenso intensiv phototropisch wie die unverletzten Keimlinge. Gleiches gilt für solche Koleoptilen, bei denen die Spitze auf eine Strecke von 1 cm gespalten wurde. Selbst Entfernung der einen Hälfte zieht nur eine geringe Verzögerung des Krümmungsbeginnes nach sich.

Abschnitt III. Phototropische Reizleitung durch einseitig mit einem Querschnitte verwundete Keimblätter von *Avena*.

Schon Rothert hatte gezeigt (1894, S. 64 ff.), daß die phototropische Reizleitung durch eine Verwundung, bestehend in zwei queren Einschnitten, die zusammen „mindestens 1/3 der Gesammtperipherie des Cotyledo“ umfaßten, auf entgegengesetzten Seiten des Keimlings, nicht gehemmt wird. Nachdem es mir gelungen war, diese Angabe zu bestätigen, konnte ich an die experimentelle Prüfung meiner ersten Hauptfrage herantreten, ob die Reizleitung stets ungestört ist, mag nun die Verwundung — der Einschnitt — wie immer orientiert sein, und ob die Richtung der phototropischen Krümmung irgendwie auch von der Orientierung des Einschnittes oder lediglich von der Richtung des Lichteinfalles abhängig ist. Da es sich herausgestellt hatte, daß sich ein großer Teil der Keimblätter einige Stunden nach einer einseitigen Verwundung ausgesprochen nach der Wunde hinkrümmt, so war es notwendig, für derartige Reizleitungsversuche zunächst solche Keimlinge zu verwenden, bei denen der Einschnitt auf der Hinterseite oder auf einer der beiden Flanken (bezogen auf die Lichtquelle) gemacht worden

war. Die partielle Verdunkelung der Keimblätter wurde durch Papierröhrchen mit Deckel nach Rothert (1894, S. 20 ff.) oder durch Stanniolröhrchen[1]) (Rothert 1894, S. 56 ff.) bewirkt.

A. Reizleitung von der beleuchteten Spitze in die verdunkelte Basis.

a) Reizleitung in Koleoptilen, in die auf der Hinterseite ein querer Einschnitt gemacht worden war.

Versuch 13. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1 bis 1½ cm lang. 10 Koleoptilen wurden in der Mitte zwischen Basis und Spitze auf der Hinterseite durch einen queren Einschnitt so verwundet, daß bei 6 Keimblättern ½, bei 3 ⅔, bei 1 ¾ des Umfanges durchschnitten war. Der untere Teil der Keimblätter wurde mit schwarzen Papierröhrchen und Deckeln bis auf eine 3 bis 4 mm lange Spitze so verdunkelt, daß die Wundstelle nicht beleuchtet war. Temp. 30°. Nach 8 Stunden sind die unverdunkelten Vergleichskeimlinge außerordentlich stark (vgl. Fig. 2 a), die verwundeten Keimlinge sämtlich z. Z. sehr stark in den basalen Teilen unterhalb der Wundstelle lichtwärts gekrümmt (Fig. 2 b).

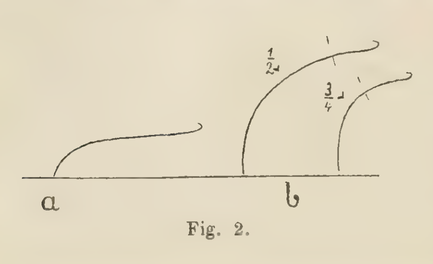


Fig. 2.

Versuch 14. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1 bis 1½ cm lang.

a) 18 Keimblätter wurden in der Mitte zwischen Basis und Spitze so verwundet, daß bei 4 Koleoptilen der Einschnitt ½, bei 14 ⅔ des Umfanges umfaßte. Der Unterteil wurde durch enganschließende Stanniolröhrchen bis auf einen 3 bis 5 mm langen Spitzenteil verdunkelt.

---

1) Bei der Verdunkelung mittelst Papierröhrchen und Deckel habe ich gegenüber Rothert eine kleine Verbesserung angebracht, die empfehlenswert ist. Rothert machte den übergreifenden Rand seiner Papierdeckel überall gleich breit (6 mm). Wenn sich nun die Keimlinge stark krümmen, kann es wohl vorkommen, daß die Deckelwände hinten soweit von den Papierröhrchen emporgehoben werden, daß Reflexlicht von der Hinterseite und den beiden Flanken einfallen kann. Dies wird vermieden, wenn man den Rand des Deckels von der Vorderseite nach der Hinterseite allmählich breiter werden läßt, so, daß er vorn 5 bis 6 mm, hinten 9 bis 10 mm breit ist.

Bei der Verdunkelung mit Stanniolröhrchen kommt es leicht vor, daß die Röhrchen durch das Wachstum der Keimblätter gehoben werden, so daß zwischen dem unteren Rand der Röhrchen und der Erde ein Teil der Koleoptilen direkt von Licht getroffen wird. Wenn nun auch Rothert schon gezeigt hat (1894, S. 62 ff.), daß dadurch eine Krümmung in den höher gelegenen Teilen nicht zustande kommt, so habe ich doch vorsichtshalber über die partiell verdunkelten Koleoptilen noch ein Papierröhrchen oder Stanniolröhrchen von größerem Durchmesser in die Erde gesteckt.

b) 8 Keimblätter unverwundet, in gleicher Weise verdunkelt.

c) 6 „ „ unverdunkelt.

Temperatur 31°.

Nach 7stündiger Beleuchtung wurden die Stanniolhüllen im Zwielicht so entfernt, daß das Licht seitlich zu der ursprünglichen Beleuchtungsrichtung einfiel. Es begann sofort durch Schnellbewegung eine Krümmung der verdunkelten Basalteile im Sinne der ursprünglichen Lichtrichtung. Sie nahm während eines $^1/_2$stündigen Aufenthaltes im Dunkelschranke noch zu.

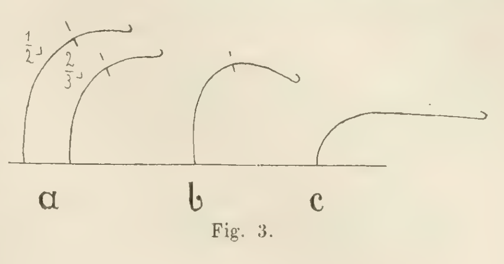
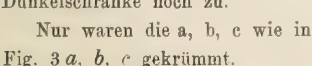


Fig. 3.



Nur waren die a, b, c wie in Fig. 3 *a, b, c* gekrümmt.

Versuch 15. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1—1$^1/_2$ cm lang.

a) 9 Keimblätter so verwundet, daß bei 3 $^1/_2$, bei 4 $^2/_3$, bei 2 $^3/_4$ des Umfanges durchschnitten wurde. Verdunkelung durch Stanniolröhrchen wie in Versuch 14.

b) 5 Keimblätter nicht verwundet, aber wie a verdunkelt.

c) 5 Keimblätter verwundet wie a, aber nicht verdunkelt.

d) 5 Keimblätter weder verwundet noch verdunkelt.

Temp. 31°.

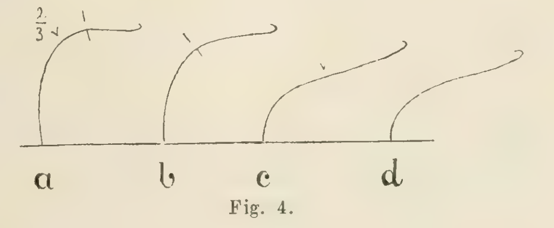


Fig. 4.

Nach 8stündiger Beleuchtung wurden die Stanniolröhrchen wie in Versuch 14 entfernt und das Kulturgefäß eine Stunde lang im Dunkeln am Klinostaten um die horizontale Achse rotiert.

Nun waren die a bis d wie in Fig. 4 a bis d gekrümmt.

Im ganzen wurden in diesen und ähnlichen Versuchen geprüft: 72 verwundete und basal verdunkelte Koleoptilen; davon in 6 Versuchen 38, bei denen die Verdunkelung durch Papierröhrchen, und in 3 Versuchen 34, bei denen sie durch Stanniolröhrchen bewirkt wurde. Von diesen 72 Keimlingen krümmten sich lichtwärts 65, und zwar (a) 21, bei denen der halbe Umfang durchschnitten wurde; (b) 34, bei denen der Schnitt $^2/_3$ und (c) 9, bei denen er $^3/_4$ des Umfanges umfaßte. Von den 7 Keimlingen, die sich nicht lichtwärts krümmten, gehörten 2 zu Gruppe (a) und 5 zu Gruppe (c).

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß durch einen Einschnitt auf der Hinterseite der Koleoptilen die Reizleitung nicht wesentlich gehemmt wird: Wie bei den unverwundeten, so erfolgt auch bei den derartig ver-

wundeten Keimlingen in den verdunkelten Basalteilen unterhalb der Wundstelle eine ausgesprochene Krümmung nach der Lichtquelle hin, selbst dann, wenn man 2/3 bis 3/4 des Umfanges der Koleoptilen durchschneidet, obwohl durch die Verwundung eine gerade entgegengerichtete Krümmung angestrebt wird. Verdunkelt man mit Stanniolröhrchen, so tritt ein entsprechendes Krümmungsbestreben auf, das an Stärke nicht wesentlich hinter dem der unverwundeten Keimlinge zurücksteht.

b) Reizleitung in Koleoptilen, in die auf einer der beiden Flanken ein querer Einschnitt gemacht worden war.

Im ganzen wurden untersucht mit seitlichen Einschnitten 155 Keimlinge und zwar in 12 Versuchen 120, die mit Stanniolröhrchen (vgl. Fig. 5), in 5 Versuchen 35, die mit Papierröhrchen verdunkelt worden waren (vgl. Fig. 6). Es krümmten sich lichtwärts 153 Koleoptilen, davon 128, bei denen 1/2, 23, bei denen 2/3, 4, bei denen 3/4 des Umfanges durchschnitten worden war. Nicht phototropisch krümmten sich nur 2, bei denen der Einschnitt 1/2 des Umfanges umfaßte. Abgesehen von der phototropischen Krümmung machte sich bei einer ganzen Anzahl von Keimlingen auch die geringe seitliche Abweichung nach der Wundstelle hin geltend, die ich schon früher beschrieben habe. Niemals aber trat eine Krümmung nach der nicht verwundeten Seite ein.

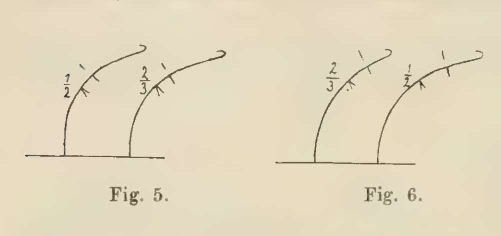


Fig. 5. Fig. 6.

Also auch durch einen Einschnitt auf einer der Flanken der Keimblätter durch 1/2 bis 3/4 ihres Umfanges wird die phototropische Reizleitung nicht gehemmt. Die Krümmung ist ganz unabhängig von der Schnittrichtung; sie wird allein durch den einseitigen Einfall des Lichtes auf die Spitze bedingt.

c) Reizleitung in Koleoptilen, in die auf der Vorderseite ein querer Einschnitt gemacht worden war.

Nach den bisher ermittelten Tatsachen über die Reizleitung in verwundeten Koleoptilen ist die Annahme von vornherein sehr begründet, daß der Reiz auch in solchen Koleoptilen geleitet wird, in die auf der Vorderseite ein Einschnitt gemacht ist. Ebenso mehr

Vorsicht ist aber bei der Beurteilung solcher Versuche geboten, da ich gezeigt habe, daß schon durch die Verwundung eine, wenn auch meist nur geringe Krümmung nach der Wunde hin einzutreten pflegt.

Versuch 16. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang.

a) 13 Keimlinge mit Einschnitten auf der Vorderseite: bei 3 durch ½, bei 9 durch ⅔, bei 1 durch ¾ des Umfanges. Bis auf einen 2 bis 3 mm langen Spitzenteil durch Stanniolröhrchen verdunkelt.

b) 12 Keimlinge, ebenso verwundet; Schnitt bei 3 durch ½, bei 8 durch ⅔ und bei 1 durch ¾ des Umfanges; ganz verdunkelt, in den Basalteilen durch Stanniolröhrchen wie bei a, in den Spitzenteilen durch oben geschlossene Stanniolröhrchen von etwas größerem Durchmesser, die das ganze Keimblatt glockenförmig überdeckten.

Nach 7stündiger einseitiger Beleuchtung bei 29° sind die a und b wie in Fig. 7a und b, die ganz belichteten Kontrollkeimlinge wie in c gekrümmt.

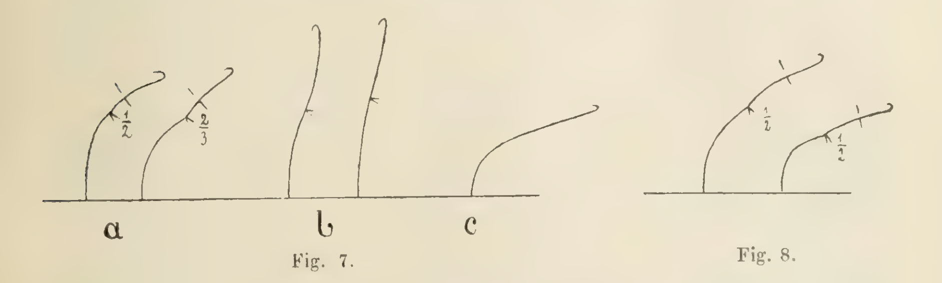


Fig. 7.

Fig. 8.

Versuch 17. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1—1⅓ cm lang.

a) 14 Keimlinge verwundet wie in Versuch 18. Die Einschnitte umfaßten ½ bis ⅔ des Umfanges. Verdunkelung bis auf ein 2 bis 3 mm langes Spitzchen durch Papierröhrchen mit Deckel.

b) 10 Keimlinge ebenso verwundet, aber ganz verdunkelt: die Spitze durch oben geschlossene Stanniolkäppchen, die Basis durch Papierröhrchen und Deckel, in die die Stanniolkäppchen hineinreichten.

Nach 6stündiger einseitiger Beleuchtung bei 30° sind die a gekrümmt wie in Fig. 8, die b wie in Fig. 7b.

Im ganzen wurden in diesen und anderen Versuchen 78 Keimlinge geprüft, davon in 5 Versuchen 64, bei denen die partielle Verdunkelung durch Stanniolhülsen, in einem Versuche 14, bei denen sie mit Papierröhrchen bewirkt wurde. Von diesen 78 Keimlingen krümmten sich ca. 65 ausgesprochen stärker, ca. 13 ebenso stark wie die ganz verdunkelten unter dem Einflusse der Verwundung. Bei denen, die sich stärker krümmten, waren 37 durch den halben, 26 durch ⅔, 2 durch ¾ des Umfanges geschnitten.

Die Versuche lehren also augenscheinlich, daß auch dann, wenn der vordere Teil des Keimblattes durchschnitten wird, eine Reizleitung in die Basalteile stattfindet und daß durch diese Transmission eine phototropische Krümmung, unabhängig von der Schnittrichtung, in gleicher Weise wie bei den unverwundeten Keimlingen ausgelöst wird.

Im übrigen werden die Versuche des nächsten Abschnittes in vieler Hinsicht eine willkommene Bestätigung dieser Versuche bilden.

B. Kontrollversuche zur Beurteilung der Brauchbarkeit der bisher angewendeten Verdunkelungsmethoden.

Man könnte bei den bisher besprochenen und den im weiteren Verlaufe meiner Arbeit noch mitzuteilenden Versuchen in Anbetracht der sehr großen Lichtempfindlichkeit der Keimlinge den Einwand machen, die Krümmung unterhalb der Wunde beruhe vielleicht auf einer geringen Belichtung dieser Teile durch Lichtstrahlen, die sich durch die Verdunkelungseinrichtungen oder auch innerhalb der Keimblätter von der Spitze her eingeschlichen hätten. Um dem zuvorzukommen, habe ich noch eine Reihe Kontrollversuche gemacht, wenn ich auch von vornherein meine Versuche für ebenso einwandfrei halte wie Rothert die seinigen.

a) Von diesen Versuchen seien zunächst einige mitgeteilt, die erkennen lassen, daß den Verdunkelungseinrichtungen nicht die Brauchbarkeit abgesprochen werden kann.

Versuch 18. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, $1-1\frac{1}{2}$ cm lang. 8 Koleoptilen wurden in folgender Weise verdunkelt (vgl. Fig. 9a). Vom basalen Teil wurde das Licht durch ein Papierröhrchen abgeblendet. Darauf wurde ein Deckel mit ca. 1 cm breitem, übergreifendem Rand gesetzt. In dem Deckel war ein Spalt von etwa 6 bis 10 mm Länge und 2 mm Breite gemacht (vgl. Fig. 9b), und in den hintersten Teil (bezogen auf die Lichtquelle) dieses Spaltes ein oben verschlossenes Stanniolröhrchen so eingeklemmt worden, daß sein unteres Ende 1 bis 2 mm weit in das Deckelinnere hineinragte. Dieses Stanniolkäppchen wurde beim Verschluß des Papierröhrchens mit dem Deckel über die Spitze des Keimblattes gestülpt. Die in dieser Weise armierten Keimblätter konnten also nicht direkt von den parallel zum Deckel einfallenden Lichtstrahlen der Lichtquelle getroffen werden. Nur durch den Spalt im Deckel vermochte etwas Licht und zwar nur auf diejenigen Teile der Keimblätter einzufallen, die in dem Papierröhrchen eingeschlossen waren.

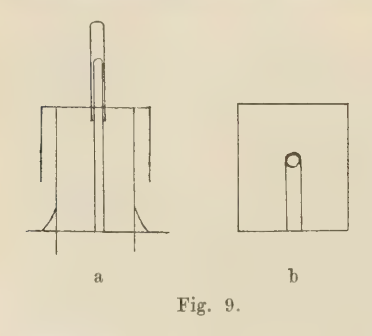


Fig. 9.

Die Keimlinge wurden 7 Stunden im Wärmeschrank bei 31° einseitig beleuchtet. Sie blieben während dieser Zeit ganz gerade. Die nicht verdunkelten Keimlinge waren dagegen sehr stark gekrümmt.

Der Versuch wurde 4 mal mit gleichem Erfolge im ganzen an 31 Keimlingen ausgeführt. Davon blieben 28 gerade; nur 3 Stück, die aus den Deckeln herausgewachsen und von direkten Lichtstrahlen getroffen worden waren, waren gekrümmt.

Versuch 19. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang. Von 14 Keimlingen wurden die Lichtstrahlen der Auerlampe durch schwarze Papierröhrchen ohne Deckel abgeblendet. Der Rand der Röhrchen überragte die Keimlingsspitzen um ½—1 cm. Temp. 29°.

Nach 4 Stunden sind die Keimlingsspitzen noch nicht über den Rand der Röhrchen hinausgewachsen und sämtlich gerade, die nicht verdunkelten aber sind stark gekrümmt.

Nach weiteren 3 Stunden sind die Koleoptilen, bis auf eine, etwas über den Rand der Papierröhrchen hinausgewachsen und infolgedessen lichtwärts gekrümmt. Ein Keimling, vom Rand des Röhrchens überragt, ist noch immer gerade.

Versuch 20. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang. Wie im vorigen Versuche. Nur mit folgender Abänderung:

Nach 4½ Stunden sind die mit den Röhrchen verdunkelten Keimblätter noch gerade.

Die größeren werden mit neuen Röhrchen so umgeben, daß die Spitzen von ihrem Rande wieder um ca. 1 mm überragt sind.

Nach weiteren 2½ Stunden sind nur diejenigen Koleoptilen gekrümmt, deren Spitzen über den Rand der Röhrchen hinausgewachsen waren.

Alle diese Versuche zeigen, daß Licht, welches nicht direkt auf die Koleoptilen fällt, phototropisch bedeutungslos ist.

Zudem läßt sich leicht nachweisen, daß sich die verwundeten Koleoptilen auch dann phototropisch mit ihren basalen Teilen krümmen, wenn die Möglichkeit des Einschleichens von Licht durch die Verdunkelungsvorrichtungen ganz ausgeschlossen wird. Man braucht nur die basalen Teile der verwundeten Keimblätter mit sehr fein gesiebter, staubtrockener Erde zu verdunkeln, um dies zu erreichen. Bei Rothert hatte ein solcher Versuch keinen Erfolg gehabt (1894, S. 65), wie Rothert meint, vielleicht infolge der austrocknenden Wirkung der Erde. Solche Versuche, wiederum im Wärmeschrank bei 29°, habe ich im ganzen 8 angestellt. Bei dreien befand sich der Einschnitt auf der Vorderseite, bei dreien auf der Hinterseite und bei zweien auf einer der Flanken. Nach 6- bis 7stündiger, einseitiger Beleuchtung waren die Keimlinge bis auf ganz wenige Ausnahmen

(ca. 5 %) nach der Befreiung von der zur Verdunkelung benutzten Erde ziemlich stark lichtwärts gekrümmt. Nur ein Versuch, bei dem sich die Einschnitte hinten befanden, blieb ganz erfolglos. Da Rothert seinen Versuch bei Zimmertemperatur gemacht hat, so war die Frage nicht uninteressant, ob sein negativer Erfolg etwa der tieferen Temperatur zuzuschreiben ist. In einem ähnlichen Versuche mit seitlich orientierten Einschnitten an den Keimlingen erhielt ich aber auch bei diesen Bedingungen wenn auch schwächere, so doch ausgesprochene phototropische Krümmungen. Daß in diesen Versuchen tatsächlich die lufttrockene Erde die Lichtstrahlen abhielt, zeigten alle diejenigen Keimlinge, die, im Wachstum noch zurückgeblieben, während der Versuche die Erde nicht durchbrochen hatten: sie blieben ganz ungekrümmt. —

Auch indirekt läßt sich leicht beweisen, daß die Krümmungen der verdunkelten Basalteile nicht durch Lichtstrahlen ausgelöst werden können, die sich von außen in die Verdunkelungsvorrichtungen eingeschlichen haben: Man braucht dazu nur bei einem Teile der unterseits verdunkelten Koleoptilen die Spitzen durch Stanniolkäppchen bis nahe an den verdunkelten Basalteil zu verdunkeln und nach längerer, einseitiger Beleuchtung die Krümmung mit derjenigen der spitzenwärts nicht verdunkelten Keimblätter zu vergleichen.

Versuch 21. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, $1\frac{1}{2}$—2 cm lang.

a) Bei 9 Keimlingen mit je einem Einschnitt auf der Hinterseite in der Mitte zwischen Basis und Spitze (3 durch $\frac{1}{2}$, 4 durch $\frac{2}{3}$, 2 durch $\frac{3}{4}$ des Umfanges) wurden die Basalteile außerdem 3 bis 4 mm der Spitze durch Stanniolhülsen verdunkelt, so daß bei Versuchsbeginn nur eine Strecke von etwa $\frac{1}{2}$—$1\frac{1}{2}$ mm beleuchtet wurde. Diese Zone nahm mit dem Wachstum der Keimblätter während des Versuches bis zu 4 mm zu.

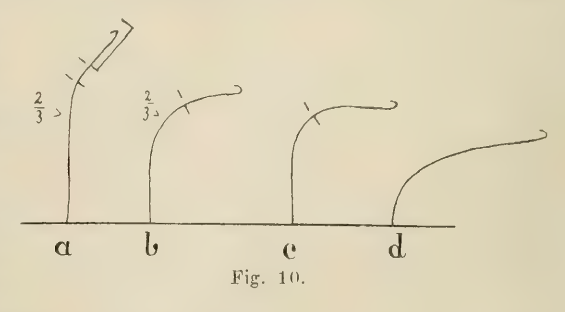


Fig. 10.

b) Bei 9 ebenso verwundeten Keimlingen wurde nur der basale Teil verdunkelt.

c) Ebenso bei 6 nicht verwundeten Keimlingen.

d) 6 Vergleichskeimlinge, nicht verwundet und unverdunkelt.

Nach 7stündiger, einseitiger Beleuchtung bei 30° wurden die Stanniolröhrchen entfernt und die Keimlinge in den Dunkelschrank gestellt. Eine Stunde später sind die Gruppen a, b, c, d wie in Fig. 10 *a* bis *d* gekrümmt.

Entsprechende Versuche führte ich neunmal im ganzen mit 92 verwundeten, unterwärts und spitzenwärts verdunkelten Keimlingen aus. Über ihre Ergebnisse gibt folgende Zusammenstellung Aufschluß:

		Unterhalb der Wunde nicht gekrümmt	Unterhalb der Wunde lichtwärts gekrümmt
A. Auf der Hinterseite verwundet 70 Keimlinge,			
davon die Basis mit Stanniolröhrchen verdunkelt	18	16	2
„ „ „ „ Papierröhrchen und Deckel verdunkelt	52	49	3
B. Auf einer der beiden Flanken verwundet 22 Keimlinge,			
davon die Basis mit Stanniolröhrchen verdunkelt	13	11	2
„ „ „ „ Papierröhrchen und Deckel verdunkelt	9	7	2
Summa	92	83	9

Die Versuche sind also durchaus eindeutig ausgefallen. Gleiches gilt von einem weiteren Versuche mit 7 in derselben Weise verdunkelten Keimlingen, in deren Vorderseite ein querer Einschnitt durch den halben Umfang der Koleoptile gemacht worden war. Die Verdunkelung der Basalteile geschah mit Papierröhrchen und Deckel.

Aus allen derartigen Versuchen muß man schließen: Die einseitige Beleuchtung einer kurzen, 3—4 mm unterhalb der Koleoptilspitze gelegenen Zone sowie das etwa durch die Verdunkelungseinrichtungen sich einschleichende Licht reicht nicht aus, um einigermaßen ausgeprägte phototropische Krümmungen in der verdunkelten Basis auszulösen. Der Unterschied in der Krümmung gegenüber den Keimblättern, deren Spitze nicht verdunkelt wird, kann also nur auf der einseitigen Beleuchtung der Spitze und der Reiztransmission von der Spitze beruhen.

b) Weiter war schließlich zu untersuchen, ob nicht vielleicht das direkt einseitig auf die Spitzen der Koleoptilen einfallende Licht innerhalb der nicht undurchsichtigen Keimblätter sich so ungleichmäßig ausbreiten könnte, daß auf diese Weise eine phototropische Reizung der verdunkelten Basalteile möglich wäre. Darüber geben die folgenden Versuche Aufschluß.

Versuch 22. *Avena sativa.*

6 Koleoptilen, $1^1/_2$—2 cm lang, wurden so von Papierröhrchen umgeben, daß ihre Spitzen $^1/_2$ mm unterhalb des oberen Randes sich befinden. Auf die Keimblattspitzen werden entsprechend weite, einseitig zugeschmolzene, mit Wasser angefüllte Glasröhrchen von 1—$1^1/_2$ cm Länge so aufgesetzt, daß nur der untere, 2—3 mm lange Teil der Röhrchen von den Keimblattspitzen ausgefüllt ist. Die Papierröhrchen werden in gewöhnlicher Weise mit breitrandigen Papierdeckeln verschlossen, in deren Loch die Glas-

käppchen mit Reibung hineinpassen (vgl. Fig. 9 a). Nach 6½stündiger, einseitiger Beleuchtung bei 30° sind die 6 Keimblätter völlig gerade. Sie sind stark in die Länge gewachsen und haben die Glasröhrchen samt Deckel in die Höhe gehoben.

Der Versuch wurde noch einmal in gleicher Weise und mit gleichem Erfolge wiederholt.

Versuch 23. *Avena sativa.*

6 Koleoptilen, 1—1½ cm lang. Alles wie im vorigen Versuche. Nur werden in die oberen Teile der Glasröhrchen 1 cm lange, abgeschnittene Keimblattspitzen so gesteckt, daß die Schnittwunden direkt auf die Spitzen der Versuchskoleoptilen aufstoßen. Die Versuchskeimblätter sind wieder nur ½—1 mm vom direkt einfallenden Licht entfernt. Nach 7 stündiger, einseitiger Beleuchtung bei 30° sind alle Koleoptilen noch ganz gerade.

Der Versuch wurde dreimal in gleicher Weise wiederholt. Einmal blieben alle 6 Koleoptilen gerade, das zweite Mal von 6 5, das dritte Mal von 6 4. Die übrigen 3 (1+2), die mit ihren Spitzen ein ganz klein wenig in den Bereich der direkten, einseitigen Beleuchtung gekommen waren, waren schwach phototropisch gekrümmt.

Ähnliche Versuche, ebenfalls mit negativem Erfolge, wurden schließlich in der Weise gemacht, daß die Koleoptilen mit enganschließenden Stanniolröhrchen verdunkelt wurden, in deren oberes Ende abgeschnittene Keimblattspitzen gesteckt worden waren.

Daraus ist ersichtlich, daß auch durch eine ungleichmäßige Ausbreitung des Lichtes innerhalb der Koleoptilen von der beleuchteten Spitze zur verdunkelten Basis die phototropische Krümmung der Basis nicht erklärt werden kann. —

Aus allen Kontrollversuchen geht also hervor, daß die angewendeten Verdunkelungsmethoden völlig einwandfrei sind.

C. Reizleitung in verwundeten Koleoptilen von der einseits beleuchteten Spitze in die von entgegengesetzter Seite beleuchtete Basis.

Noch in anderer Weise läßt sich der Beweis erbringen, daß in den Keimblättern von *Avena* tatsächlich eine phototropische Reizleitung von der Spitze nach der Basis auch über eine verwundete Zone hinaus stattfinden kann, und zwar mit der Methode der doppelseitigen Beleuchtung, die schon Rothert (1894, S. 57 ff.) bei unverwundeten Keimlingen den zwingendsten Beweis für die Transmission des Reizes von der Spitze nach der Basis an die Hand gegeben hatte. Diese Versuche haben für uns sogar noch eine ganz besonders große Bedeutung.

Es mußte selbstverständlich auch bei diesen Versuchen wieder der Tatsache Rechnung getragen werden, daß die Reizleitung über die verwundete Stelle nach der Basis in optimaler Temperatur am besten zur Geltung kommt. Meine Versuchsanordnung war deshalb folgende: Im Dunkelzimmer wurde ein Thermostat von der Form aufgestellt, wie er bei Pfeffer (1904, S. 95) abgebildet ist, bestehend aus einem doppelwandigen Zinkgefäß, auf das eine Glasglocke gesetzt wird. Die Glocke kleidete ich innen mit mattem, schwarzem Papier aus, so daß das Licht auf einander entgegengesetzten Seiten nur durch zwei Spalte von genau gleicher Größe: 16 cm Länge und 3,5 cm Breite einfallen konnte, deren unterer Rand 2 cm von dem Rand der Glasglocke entfernt war. Die Temperatur wurde auf 28—30° gehalten. Der Thermostat befand sich in der Mitte zwischen zwei Auerlampen, deren Brenner, ca. 2 m voneinander entfernt, in gleiches Niveau mit den Lichtspalten in der Glocke gebracht wurden. Die Kulturschalen stellte ich so auf, daß die Oberfläche ihrer Erde annähernd mit dem untern Rand der Spalte in gleicher Höhe lag. Die Keimlinge wurden durch schwarze Papierröhrchen verdunkelt. In letztere waren auf entgegengesetzten Seiten Längsausschnitte von 6—7 mm Breite gemacht worden, auf der einen Seite am oberen, auf der anderen am unteren Ende, so daß die beiden Ränder der Ausschnitte sich auf gleichem Niveau befanden. Diese Papierröhrchen wurden so über die Keimlinge gestülpt, daß die Grenzen der entgegengesetzten Beleuchtungen wenige Millimeter unter die Spitzen der Koleoptilen zu liegen kamen und die Wundstelle von der gleichen Seite das Licht erhielt wie die übrige Basis. Ausserdem wurde die Beleuchtung so gewählt, daß die Spitzen etwas weniger intensiv einseitig beleuchtet waren als die basalen Teile von der entgegengesetzten Seite.

Versuch 24. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang.

Bei 6 Koleoptilen wurde in der Mitte zwischen Basis und Spitze ein Einschnitt durch ½ bis ¾ des Umfangs gemacht. Die Keimlinge wurden so orientiert, daß die Wunden nach derjenigen Seite gerichtet waren, von der die Basis das Licht erhielt. Temperatur 29—30°.

Die Keimlinge krümmten sich zunächst mit der Spitze und mit der Basis nach den entsprechenden Lichtquellen, nach 4—5 Stunden aber begannen 2 Keimlinge sich im Basalteile auch unterhalb der Wundstelle im Sinne der beleuchteten Spitze umzukrümmen, nach 6 Stunden ebenso ein weiterer Keimling. Nach 8stündiger Versuchsdauer hatte sich nichts wesentliches geändert. Von den 3 Keimlingen, die nicht dem Einfluß der Spitze unterlegen waren, war bei 2 : ¾, bei 1 : ½ des Keimlingsumfangs durchschnitten:

bei den 3 Keimlingen, die sich mit der Basis im gleichen Sinne wie die Spitze gekrümmt hatten, umfaßte der Schnitt die Hälfte des Umfanges.

Versuch 25. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang.

6 Keimlinge, wie im vorigen Versuche verwundet. Bei 3 davon wurden Stanniolkäppchen auf die Spitzen gesetzt, so daß der untere Rand der Röhrchen mit der unteren Grenze der Spitzenbeleuchtung annähernd zusammenfiel. Temperatur 28—30°.

Nach 6½stündiger Versuchsdauer waren die unverdunkelten 3 Keimlinge mit Spitze und Basis nach derjenigen Lichtquelle gekrümmt, welche die Spitze einseitig beleuchtete. Die 3 Keimlinge dagegen, deren Spitzen verdunkelt worden waren, hatten sich nach der anderen Lichtquelle gekrümmt.

Man sieht aus diesen Versuchen, daß der Einfluß der Spitze auf die von der entgegengesetzten Seite beleuchtete Basis so groß ist, daß ihn selbst ein Einschnitt durch die Hälfte des Umfanges der Koleoptile nicht aufzuheben vermag.

D. Indirekte Beweise für das Vorhandensein einer phototropischen Reizleitung in verwundeten Keimblättern.

Obwohl durch die bisherigen Versuche bereits das Fortbestehen der Reizleitung über verwundete Stellen in einwandfreier Weise bewiesen ist, schien es doch wegen der großen Lichtempfindlichkeit der Keimlinge zweckmäßig, auch durch indirekte Beweise, ähnlich wie es Rothert (1894) für unverwundete Keimlinge getan hatte, das Vorkommen der Reiztransmission in verwundeten Keimblättern weiter zu erhärten, und zwar durch eine Untersuchung des Einflusses der Spitze auf die Krümmung der basalen Teile. Diese Versuche gestatten auch eine gewisse Einsicht in die Frage, wie weit der phototropische Einfluß der Spitze auf die Basis durch einen Einschnitt durch ½—¾ des Koleoptilumfanges geschwächt wird.

Rothert hat gezeigt (1894, S. 34 ff.), daß solche Koleoptilen, deren phototropisch besonders empfindliche Spitze verdunkelt wird, sich schwächer phototropisch krümmen als nicht verdunkelte, weil bei den ersteren die Reizleitung von der Spitze her fehlt. Es fragt sich also, ob nicht auch bei den verwundeten Keimblättern ein ähnlicher Einfluß der Spitze wahrgenommen werden kann.

Versuch 26. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, 1—1½ cm lang.

a) 8 Keimlinge, nicht verwundet und nicht verdunkelt.

b) 8 Keimlinge, bei denen in der Mitte zwischen Basis und Spitze ein verschieden orientierter Einschnitt durch 1/2 bis 2/3 des Umfanges gemacht war, nicht verdunkelt.

c) 16 Keimlinge, unverwundet; aber die Spitzen auf 3—4 mm Länge mit Stanniolkäppchen verdunkelt.

d) 13 Keimlinge mit Einschnitten wie bei b; Spitzenverdunkelung wie bei c.

e) 13 Keimlinge, bei denen die Spitze in einer Länge von 3—4 mm dekapitiert worden war.

Zimmertemperatur 23°.

Nach 3 Std. 30 Min. einseitiger Beleuchtung sind die a und b ziemlich stark, fast gleich, die c und d schwach, fast gleich, die e gar nicht gekrümmt.

Nach 5 Stunden sind bei a—d die Krümmungen verstärkt, die a ebenso stark gekrümmt wie die b, die c fast ebenso wie die d, e an der Spitze gekrümmt.

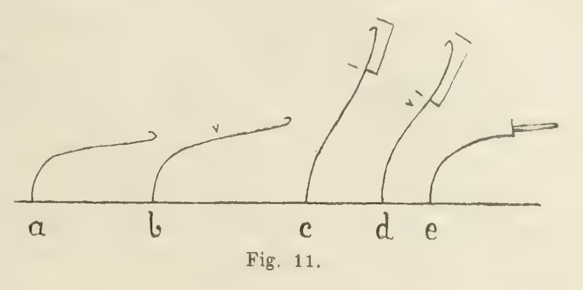


Fig. 11.

Nach 8 Stunden sind die a—e wie in Fig. 11 a—e gekrümmt. Von Gruppe c ist **kein** Keimling so intensiv gekrümmt wie bei a und b, deren Krümmung gleich stark ist; von Gruppe d sind etwa 10 so intensiv gekrümmt wie die c, nur 3 annähernd so stark wie die b. Von ihnen waren 2 auf der Vorderseite (bezogen auf die Lichtquelle), 1 auf einer Flanke verwundet.

Im ganzen wurden auf solche Weise bei diesem und anderen 7 Versuchen, auch im Wärmeschrank bei 29—30°, 110 verwundete Keimlinge geprüft, bei denen die Spitzen verdunkelt waren.

Von	45	auf der Hinterseite eingeschnitt. krümmten sich	41	schwächer, 4	stärker als die
„	41	„ „ Vorderseite „ „ „	32	„ 9	nicht verdunk.
„	24	„ einer der Flanken „ „ „	20	„ 4	Vergleichspflz.
	110		93	17 (15 %).	

Außerdem krümmten sich von 66 nicht verwundeten Keimlingen, deren Spitzen verdunkelt worden waren, 60 schwächer, 6 (9%) ebenso stark wie die unverwundeten Vergleichspflanzen. In der Regel fiel die Krümmung der auf der Hinterseite verwundeten Keimlinge etwas schwächer als der auf der Vorderseite verwundeten aus. Dies steht jedenfalls mit der Tendenz der Koleoptilen, eine geringe Krümmung nach der Wundstelle hin zu machen, in engstem Zusammenhange. Dadurch wird es auch verständlich, daß bei den auf der Vorderseite verwundeten Keimlingen sich ein verhältnismäßig so großer Prozentsatz ebenso stark wie die unverdunkelten Vergleichskeimlinge gekrümmt hat. Der Einfluß der Verwundung allein erklärt freilich diese Ausnahmen nicht, wie schon die Tatsache

zeigt, daß auch von den auf der Hinterseite verwundeten, partiell verdunkelten Koleoptilen sowie von den überhaupt nicht verwundeten, aber partiell verdunkelten Versuchspflanzen stets einige sich ebenso oder annähernd ebenso stark wie die nicht verdunkelten Vergleichspflanzen krümmen. Abgesehen von dem Einflusse der autonomen Nutationen dürften diese Fälle ungezwungen in individuellen Verschiedenheiten der Empfindlichkeit ihre Erklärung finden (vgl. auch Rothert 1894, S. 38).

Im übrigen fiel in allen diesen Versuchen die phototropische Krümmung bei den beiden nicht verdunkelten Gruppen der Keimlinge — den verwundeten und nicht verwundeten — und ebenso bei den entsprechenden Gruppen der Koleoptilen, deren Spitzen verdunkelt wurden, stets annähernd gleich intensiv aus.

Aus diesen Versuchen läßt sich demnach entnehmen, daß die Reizleitung von der Spitze nach der Basis durch einen queren Einschnitt, der die Hälfte oder zwei Drittel des Umfanges der Koleoptile umfaßt, so gut wie gar nicht geschwächt oder gehemmt wird. Zugleich bilden sie einen neuen, wenn auch indirekten Beweis für das Fortbestehen der Reiztransmission nach der Verwundung.

E. Geschwindigkeit der Reizleitung in den verwundeten Koleoptilen.

Weiter blieb noch zu untersuchen, wie sehr die Reizleitung im Verhältnis zu den unverwundeten Keimlingen in den verwundeten Koleoptilen verzögert wird. Darauf lassen sich Schlüsse ziehen aus der Beobachtung, um wie viel später die Krümmung in den basalen und verdunkelten Teilen der verwundeten Keimblätter gegenüber den unverwundeten eintritt. Denn die tropistische Reaktion als solche wird ja bei den Haferkeimblättern durch den Einschnitt gar nicht irgendwie verlangsamt oder beeinflußt, wie schon Rothert zeigte und auch aus allen meinen, bisher mitgeteilten Versuchen klar hervorgeht.

Schon die eben erwähnten phototropischen Versuche mit verwundeten und nicht verdunkelten Keimlingen weisen darauf hin, daß auch die Reizleitungsvorgänge durch den Einschnitt kaum oder gar nicht beeinflußt werden können. Dieser Schluß ist eben daraus zu ziehen, daß die Krümmung der verwundeten Koleoptilen in fast gleicher Weise wie bei den nicht verwundeten abläuft. Diese Koinzidenz ist nur dadurch möglich, daß abgesehen von der direkten

dauernd eine indirekte Reizung der basalen Teile durch Zuleitung des Reizes von der Spitze über die Wundstelle hinaus erfolgt.

Immerhin mußte doch in besonderen Versuchen durch Ausschließung jeder direkten Reizung noch geprüft werden, inwieweit die Reizleitung durch die Wunde aufgehalten oder gehemmt wird. Und zwar war diese Frage natürlich getrennt für die verschiedene Orientierung der Schnittwunden zu lösen.

Da in den ersten Stunden nach der Operation bei den Keimblättern die Tendenz zu einer, wenn auch nur sehr schwachen Krümmung von der Wundstelle weg besteht, so waren die eindeutigsten Ergebnisse zu erwarten, wenn die Schnittwunde auf einer der beiden Flanken angebracht wurde. Zur Verdunkelung der basalen Teile dienten in allen Versuchen schwarze Papierröhrchen mit Deckel; die Einschnitte befanden sich stets im Dunkeln. Zum Vergleiche wurde in derselben Kulturschale jedesmal eine gleiche Zahl unverwundeter Keimlinge in gleicher Weise unterwärts verdunkelt. Es empfiehlt sich, die Zurichtung der Pflanzen für die Versuche in möglichst gedämpftem Licht vorzunehmen, da helles Licht die Reizstimmung in den Keimlingen so verändert, daß der Beginn der Reizkrümmung in den verdunkelten Basalteilen wesentlich verspätet wird. Durch Vorversuche hatte ich zunächst festgestellt, daß durchschnittlich $2^1/_4$ bis $2^1/_2$ Stunden nach Beginn der einseitigen Beleuchtung bei den unverwundeten Keimlingen mit Sicherheit Anfänge einer Krümmung in den unteren, verdunkelten Teilen nachweisbar sind.

Die eigentlichen Versuche, deren 7 mit verschiedener Reizdauer, zwischen $2^1/_4$ und 3 Stunden bei 28 bis 30° im ganzen an 42 verwundeten Versuchspflanzen gemacht wurden, zeigten nun, daß, durch einen Einschnitt auf einer Flanke, der Beginn der Krümmung unterhalb der Wunde k a u m m e r k l i c h verlangsamt wird: schon dann, wenn bei den ersten unverwundeten Keimlingen der Anfang einer Krümmung sichtbar wurde, ließ er sich auch bei einigen der verwundeten Koleoptilen nachweisen. Auch schreitet die Reaktion bei beiden annähernd gleich schnell voran. Am Erfolge änderte sich auch dann nichts, wenn der Schnitt durch $^2/_3$ des Umfanges hindurchging.

Weiter wurden in 3 Versuchen 19 Keimpflanzen mit Einschnitten auf der Hinterseite und in 7 Versuchen 44 Koleoptilen mit Einschnitten auf der Vorderseite untersucht. Erstere Gruppe verhielt sich ganz so wie die Pflanzen mit Einschnitten auf einer

Flanke. Bei der letzteren Gruppe machte sich dagegen eine, wenn auch nur geringe Verzögerung des Reaktionsbeginnes und -fortschrittes geltend. Stets aber gab es auch hier einige verwundete Keimblätter, die sich gleichzeitig mit den nicht verwundeten krümmten. Danach wird man die minimale Verzögerung der nach entgegengesetzter Richtung angestrebten „Verwundungskrümmung“ zuschreiben müssen.

Aus allen diesen Versuchen muß man folgern, daß die Verwundung die Reizleitung überhaupt nicht verlangsamt, mag der Einschnitt orientiert sein wie er will und mag er sich auf die Hälfte oder auf zwei Drittel des Koleoptilumfanges erstrecken.

Wie die Reizleitung durch noch tiefere Einschnitte beeinflußt wird, habe ich aus naheliegenden Gründen nicht weiter verfolgt.

E. Hat der durchschnittene Teil des Keimblattes noch eine Bedeutung für die Reizleitung?

Ehe weitere Schlüsse aus den Tatsachen möglich waren, blieb noch festzustellen, ob für die Reizleitung nicht auch die durchschnittenen Teile der Keimblätter bedeutungsvoll sind. Man könnte ja meinen, daß an der Reizleitung vielleicht irgend welche Diffusionsvorgänge beteiligt seien, die auch über die Wunde hinweg möglich sein könnten, oder daß der Kontakt des lebenden Plasmas an den beiden Wundrändern nicht belanglos sei.

Schon bei den früheren Versuchen konnte ich mit Sicherheit beobachten, daß etwas derartiges nicht möglich ist. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß die Keimblätter Hohlzylinder sind mit ziemlich kleinem Durchmesser der Zylinderwand, und daß das eingeschlossene Laubblatt sich nach den Beobachtungen Rotherts (1894, S. 25 ff.), die ich nur bestätigen kann, nicht an der aktiven Krümmung beteiligt. Durchschneidet man die Koleoptilen in querer Richtung halb, so klaffen die Wundränder in der Regel sofort und entfernen sich während der Versuche noch weiter voneinander, woraus also ersichtlich, daß das Plasma an den Wundrändern von Versuchsbeginn an sich nicht berührt. Aber auch Diffusionserscheinungen vom oberen zum unteren Wundrande sind nicht wohl möglich; denn vielfach quillt während des ganzen Versuches durch Wurzeldruck aus der Wunde Wasser heraus, das die Wunde vortrefflich ausspült. Gleichwohl bleibt die Krümmung nicht aus;

wie sie auch in trocken gehaltenen Kulturen dann erfolgt, wenn die Wunde bald nach der Operation austrocknet.

Trotz dieser Befunde schienen mir besondere Versuche wünschenswert.

Bei einer Anzahl Koleoptilen wurden Stanniolblättchen tief in die Wunde hineingeschoben. Die Blättchen, die sich dabei auch in den Einschnitt des Laubblattes einklemmen, werden bald durch das etwas intensivere Wachstum dieses Blattes ein wenig in die Höhe gehoben: es tritt eine sehr zweckmäßige Verbiegung der Blättchen ein, wodurch sie von dem unteren Wundrand entfernt und gegen den oberen Rand der Wunde am Kotyledo gepreßt werden. Aus dem unteren Wundrande kann infolgedessen die Wasserausscheidung ungehindert vonstatten gehen. Auch bei diesen Keimlingen bleibt die Reizleitung von der Spitze völlig ungestört, wie auch der Einschnitt orientiert sein mag.

Auch auf andere Weise ließen sich die Wundränder voneinander entfernen, ohne die Reizleitung aufzuheben: Ich machte nämlich auf ein und derselben Seite des Keimblattes übereinander in 1 bis $1^1/_2$ mm Entfernung zwei quere Einschnitte durch den halben Umfang des Kotyledo und löste das zwischen ihnen liegende Stück des Kotyledo durch zwei Längsschnitte heraus. Die Verdunkelung der basalen Teile geschah durch Papierröhrchen oder Stanniolhülsen oder fein gesiebte, staubtrockene Erde. Die Wunde wurde wieder in jeder nur denkbaren Weise orientiert. Das Ergebnis ist folgendes:

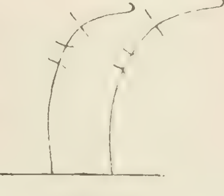


Fig. 12.

a) Verdunkelung mit Papierröhrchen.

Orientierung der Wunde	Zahl der Versuche	Zahl der Versuchskeimlinge	Davon phototropisch gekrümmt
seitlich	2	7 + 7	7 + 5
hinten	2	7 + 8	7 + 7
vorn	1	6	6

b) Verdunkelung mit Stanniolhülsen.

seitlich	2	16 + 9	15 + 9 (vgl. Fig. 12).
hinten	2	12 + 10	10 + 7
vorn	2	10 + 9	9 + 9

c) Verdunkelung mit fein gesiebter, trockener Erde.

seitlich	4	12 + 14 + 12 + 3	7 + 11 + 7 + 3
hinten	2	6 + 12	4 + 7

Die phototropischen Krümmungen bleiben bei dieser Art der Verwundung meist hinter den Keimlingen mit einem einfachen Einschnitt zurück. Dafür kann ebenso sehr die größere Ausdehnung der Wunde, wie die größere Austrocknung der Wundfläche ausschlaggebend sein. Eine Entscheidung, die sich durch einfache Versuche leicht treffen ließe, habe ich nicht versucht. Auch habe ich dem Reiz widerstanden, noch kompliziertere Arten der Verwundung zu prüfen.

Diese Versuche zeigen: 1. daß auch dann, wenn man ein ganzes Stück von der Länge und Breite des halben Umfanges der Koleoptile aus dem Keimblatt herausschneidet, die Reizleitung nach der Basis bei jeder beliebigen Orientierung der Wunde in normaler Weise erhalten bleibt, und

2. daß weder der Plasmakontakt an den Wundrändern noch auch irgend welche Diffusionsvorgänge über die Wunde hinweg als wesentlich für die Reizleitung in Betracht kommen können.

G. Verhalten verwundeter Keimlinge bei allseitiger Beleuchtung der Spitze und Verdunkelung der Basis.

Die phototropische Krümmung der verdunkelten Basalteile kann unter dem Einflusse der einseitig beleuchteten Spitze nicht schlechthin dadurch zustande kommen, daß (etwa nach einer reinen longitudinalen Fortleitung eines Erregungszustandes) in der basalen Reaktionszone der Unterschied zwischen der durch Zuleitung sekundär erregten und unerregt gebliebenen Hälfte empfunden und zum Ausgangspunkt eines neuen Reizvorganges, mit der phototropischen Krümmung als Schlußglied, gemacht wird. Das lassen schon meine bisherigen Versuche bei einigem Nachdenken zur Genüge klar erkennen. Somit konnte bei den nunmehrigen Versuchen keine unerwartete neue Tatsache, wohl aber eine sehr willkommene Bestätigung bisheriger Ergebnisse erhofft werden. Wäre nämlich jene Annahme wider Erwarten richtig, so müßte bei allseitiger, alleiniger Beleuchtung der Spitzen solcher Koleoptilen, die mit einem queren Einschnitt durch $^1/_2$ bis $^2/_3$ des Umfanges versehen sind, eine ausgesprochene „phototropische“ Krümmung in den verdunkelten Basalteilen eintreten und zwar in entgegengesetzter Richtung wie derjenigen, von der aus der Einschnitt gemacht worden war. Denn die Spitze wird durch die Beleuchtung in einen Erregungszustand

versetzt, der sich nach der Basis wegen der Schnittwunde nicht allseitig, sondern nur einseitig ausbreiten kann. Bleibt dagegen diese Krümmung aus, so ist die Annahme falsch. Denn ein negativer Erfolg behält in diesem Falle seine volle Gültigkeit, weil durch meine früheren Versuche erwiesen ist, daß die Wunde der Fortleitung der Erregung keinen Widerstand entgegensetzt und andere Nebeneinflüsse nicht in Betracht kommen.

Die Versuche fanden wiederum im Wärmeschrank auf einem kleinen Ankerklinostaten bei 29—30° statt. Die Basalteile der durch quere Einschnitte (durch $^1/_2$—$^2/_3$ des Umfanges) verwundeten Koleoptilen wurden mit Papierröhrchen mit Deckel oder auch mit Stanniolhülsen verdunkelt. Bei verschiedenen Versuchen wurden auch Stanniolplättchen in die Wunden gesteckt. Die Spitzen der Koleoptilen empfingen 7 Stunden lang allseitig (durch Rotation auf dem Klinostatenteller) Licht von dem Auerbrenner.

In allen drei Versuchen mit im ganzen 31 Keimblättern wurde niemals auch nur die geringste Krümmung der Basalteile von der Wundstelle weg beobachtet, obwohl sich der basale, verdunkelte Teil noch um 3—5 mm verlängert hatte. Wohl aber zeigte sich vielfach (im ganzen bei 19 Keimlingen = 61%) eine geringe Krümmung nach der Wundstelle hin, an Intensität der etwa gleich, die bei ganz verdunkelten, einseits verletzten Keimlingen auftritt.

Danach also gibt allseitige Beleuchtung der Spitze keinen Anlaß zu „phototropischen" Krümmungen der verdunkelten Basis, wenn man durch einen queren Einschnitt den allseitigen Zusammenhang der Spitze mit der Basis in einen einseitigen verwandelt. —

Die Ergebnisse dieses dritten Abschnittes lassen sich kurz etwa in folgender Weise zusammenfassen:

1. Die phototropische Reizleitung in den Koleoptilen von *Avena* wird durch einen beliebig orientierten, queren Einschnitt durch die Hälfte bis drei Viertel des Kotyledoumfanges nicht aufgehoben.

2. Ja sie wird sogar durch solche Wunden weder dauernd geschwächt, noch vorübergehend gehemmt; auch werden die Reizleitungsvorgänge so gut wie gar nicht nachweisbar verlangsamt.

3. Der Einfluß der einseitig beleuchteten Spitze auf die von entgegengesetzter Seite beleuchtete Basis bleibt trotz eines Einschnittes durch die Hälfte des Koleoptilumfanges so groß, daß sich die Basis in gleicher Richtung wie die Spitze krümmt.

4. Die Reizleitung erfolgt von der Spitze zur Basis auch dann noch, wenn man aus der Koleoptile ein Stück von der Länge und Breite ihres halben Umfanges herausschneidet.

5. Demnach können Diffusionsvorgänge über die Wunde oder der Plasmakontakt an den Wundrändern nicht für das Fortbestehen der Reizleitung in Betracht kommen.

6. Meine Versuche, aus denen sich diese Ergebnisse ableiten, sind, wie besondere Kontrollversuche lehren, eindeutig. Die Reizleitung läßt sich auch indirekt einwandfrei nachweisen.

7. Aus allen diesen Tatsachen muß man den Schluß ziehen, daß eine Gewebebrücke, die nur $^1/_4$ bis $^1/_2$ des Koleoptilumfanges breit ist, mag sie orientiert sein wie sie will, allein zur erfolgreichen Leitung des phototropischen Reizes vollkommen ausreicht.

8. Da ferner allseitige Beleuchtung der Spitze keinen Anlaß zu „phototropischen" Krümmungen der verdunkelten Basis gibt, wenn man durch einen queren Einschnitt einen einseitigen Zusammenhang zwischen Spitze und Basis herstellt, so muß man weiter folgern, daß die phototropische Krümmung der Basis nicht einfach durch den Gegensatz einer erregten und einer nicht erregten Hälfte der Reaktionszone ausgelöst werden kann.

Abschnitt IV. Phototropische Reizleitung durch doppelseitig mit Quereinschnitten verwundete Keimblätter von *Avena*.

Die ganz ungewöhnliche Unempfindlichkeit der Keimblätter gegen Verwundungen ließ die Hoffnung nicht unbegründet erscheinen, das Problem der Reizverkettung noch weiter einengen zu können. Die mitgeteilten Versuche legten die Vermutung nahe, eine Reizleitung möchte auch dann noch erfolgen, wenn in die Koleoptilen von entgegengesetzten Seiten zwei quere Einschnitte je durch die Hälfte oder mehr als die Hälfte ihres Umfanges gemacht worden waren. Darin habe ich mich auch nicht getäuscht.

A. Reizleitung von der beleuchteten Spitze in die verdunkelte Basis.

Ich begann diese Versuche mit seitlich orientierten doppelten Einschnitten.

Versuch 27. *Avena sativa.*

Etiolierte Keimlinge, $1^1/_2$ cm lang.

Bei 13 Koleoptilen wurde in der Mitte zwischen Basis und Spitze auf entgegengesetzten Seiten seitlich je ein Einschnitt durch den halben Umfang gemacht, in ca. 1 mm Entfernung voneinander. Die basalen Teile wurden bis auf eine 2—3 mm lange Spitze durch Stanniolröhren verdunkelt. 9 in gleicher Weise verwundete Vergleichspflanzen wurden mit Stanniolröhrchen völlig verdunkelt.

Nach 6stündiger, einseitiger Beleuchtung bei 29° wurden die Stanniolröhrchen entfernt und die Keimlinge eine Stunde lang in den Dunkelschrank gestellt. Nun waren die Koleoptilen wie in Fig. 13 ausgesprochen lichtwärts gekrümmt. Dagegen waren die verwundeten Vergleichskeimlinge nicht gekrümmt.

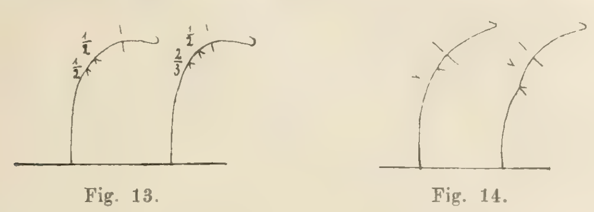


Fig. 13. Fig. 14.

In gleicher Weise wurden im ganzen in 15 Versuchen 109 Keimlinge geprüft. Davon krümmten sich ausgesprochen phototropisch 97, während 12 gerade blieben oder nur spurenweise Krümmung nach dem Lichte hin zeigten. Bei einigen der gekrümmten Keimblätter (14—15) umfaßte der eine Einschnitt sogar $^2/_3$ oder $^3/_4$ des Koleoptilumfanges, der andere $^1/_2$—$^2/_3$. Die verdunkelten Vergleichskeimlinge blieben stets ganz gerade. Bei 7 weiteren Koleoptilen waren die Einschnitte nicht seitlich, sondern schräg nach vorn und hinten orientiert. Gleichwohl trat auch bei ihnen eine Krümmung nach der Lichtquelle hin ein. Nur in 2 Versuchen erhielt ich gar keine phototropischen Reaktionen bei verwundeten Keimlingen. Die Ursachen sind mir unbekannt.

Hieran schlossen sich Versuche mit Keimblättern, in die vorn und hinten Einschnitte gemacht worden waren. Solcher Versuche setzte ich 11 an mit 122 Versuchspflanzen. Von ihnen waren 68 Keimblätter so verwundet, daß sich der obere Einschnitt auf der Vorderseite befand, 54 so, daß er auf der Hinterseite gelegen war. Von der ersteren Gruppe krümmten sich lichtwärts 59, von der letzteren 36 (vgl. Fig. 14). 2 Versuche ergaben überhaupt kein ausgesprochenes Resultat. Im einen war der obere Einschnitt vorn, im anderen hinten gelegen.

Neben der Verdunkelung mit Stanniolröhrchen wurde in weiteren 9 Versuchen bei 76 doppelseitig verwundeten Keimlingen auch die Verdunkelungsmethode mit Papierröhrchen angewendet.

Die Gesamtheit der Versuche von **Abschnitt IVa** hat folgende Ergebnisse gezeitigt:

	Zahl der Versuchskeimlinge	Phototropische Krümmung	Keine Krümmung	oder %
I. Gesamtzahl der 35 Versuche (abgesehen von 4 mißglückten) . .	307	251	56	18,2
II. a) Davon verdunkelt mit Stanniolröhrchen	231	192	39	17
b) Verdunkelt mit Papierröhrchen	76	59	17	22
III. a) Seitliche Orientierung der Schnitte	132	113	19	14
b) Einschnitte auf Vorder- und Hinterseite	175	138	37	21,1
Davon α. oberer Einschnitt vorn .	90	77	13	14
β. oberer Einschnitt hinten .	85	61	24	28

Außerdem wurden, allein bei seitlicher Orientierung der Einschnitte, mit feingesiebter, trockener Erde verdunkelt die Basalteile von 38 Keimlingen. Davon krümmten sich in 3 Versuchen 23 phototropisch; 15, die sämtlich die Koleoptile mit dem Laubblatt durchwachsen hatten, blieben gerade (40 %).

Man sieht, daß bei Verdunkelung mit trockener Erde, aber auch bei Verdunkelung mit Papierröhrchen ein größerer Prozentsatz der Keimlinge sich nicht phototropisch krümmt als bei Verdunkelung mit Stanniolhülsen. Das dürfte wohl damit zusammenhängen, daß die Wundstellen durch die enganliegenden Stanniolhülsen besser gegen Austrocknung geschützt sind als bei den anderen Methoden. Ist diese Annahme, wie ich glaube, richtig, so müßte es möglich sein, die Zahl der phototropisch reagierenden Koleoptilen durch Umhüllung der Wunden mit feuchter Watte oder Filtrierpapier zu vergrößern, wenn man mit Papierröhrchen verdunkelt. Ich habe den Versuch nicht gemacht. Auch habe ich die Frage nicht weiter verfolgt, wie weit die entgegengerichteten Einschnitte genähert werden können, ohne daß die Reizleitung unterbleibt.

Das Ergebnis dieser Versuche läßt sich dahin zusammenfassen:

Doppelte Einschnitte von entgegengesetzter Seite durch die Hälfte oder mehr als die Hälfte des Umfanges der Koleoptilen machen eine Reizleitung über die operierte Stelle nicht unmöglich.

B. Indirekter Beweis für die Reizleitung über die operierte Stelle.

Er wurde wiederum durch Verdunkelung der Spitze geführt.

Versuch 28. *Avena sativa.*

Keimlinge $1\frac{1}{2}$ cm lang.

a) 7 Keimlinge vorn und hinten durch je einen Einschnitt bis zur Mitte verwundet.

b) 15 Keimlinge ebenso verwundet und die Spitzen auf 4—5 mm mit Stanniolkäppchen verdunkelt.

c) 10 unverwundete Keimlinge entsprechend verdunkelt.

d) 12 unverwundete Keimlinge, deren Spitzen in einer Länge von 4 mm abgeschnitten waren.

e) Eine größere Zahl unverdunkelter und nicht verwundeter Vergleichskeimlinge.

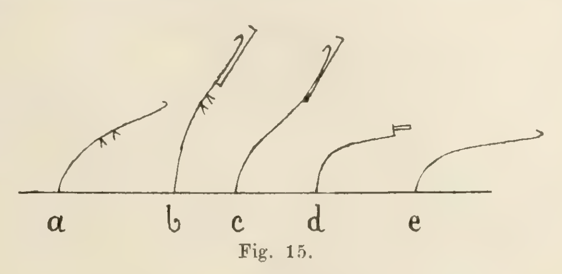


Fig. 15.

Nach 4 stündiger, einseitiger Beleuchtung bei Zimmertemperatur (22—23°) sind die a und e annähernd gleich, die b und c schwächer, aber ebenfalls nahezu gleich gekrümmt, die d sind gerade.

Nach weiteren 4 Stunden einseitiger Beleuchtung sind die Krümmungen bei a—e wie in Fig. 15 a—e.

Derselbe Versuch wurde einmal in gleicher Weise und mit gleichem Erfolge ausgeführt (Gruppen a 8, b 11, c 13, d 12 Keimlinge, e wie im vorigen Versuche); außerdem noch dreimal bei 29° im Wärmeschrank mit ähnlichem, doch nicht so ausgesprochenem Erfolge. Bei 29° wird nämlich die Krümmung der an der Spitze verdunkelten und der nicht verdunkelten Keimlinge, namentlich nach längerer Versuchsdauer, recht ähnlich.

Aus allen diesen Versuchen ist zu ersehen, daß die verwundeten Keimlinge, deren Spitzen verdunkelt werden, sich weniger intensiv krümmen als die nicht verdunkelten, woran nur das Fehlen der Reiztransmission bei den ersteren Schuld sein kann.

Da der Unterschied in der Krümmung bei den nicht verwundeten und den verwundeten unverdunkelten Koleoptilen und ebenso bei den nicht verwundeten und den verwundeten verdunkelten Keimblättern verhältnismäßig gering ist, so wird man folgern müssen, daß die Reizleitung auch durch zwei entgegengerichtete

Einschnitte, die jede geradlinige Transmission unmöglich machen, relativ wenig geschwächt wird.

Schließlich zeigen die Versuche aber ganz augenscheinlich, daß die „physiologische Regeneration“ der besonders lichtempfindlichen Spitze, die Rothert nach Dekapitation der Koleoptilen beobachtet hatte (1894, S. 200 ff.), noch nicht (oder doch nur höchst unvollkommen) erfolgt, wenn jede geradlinige Verbindung zwischen Basis und Spitze aufgehoben ist. Nur völlige Entfernung der Spitze gibt den Anlaß zu dieser Regeneration.

C. Geschwindigkeit der Reizleitung bei Verwundung mit zwei queren Einschnitten.

Die Versuchsanordnung war dieselbe wie in Abschnitt III, E. Das Ergebnis ist in folgender Tabelle zusammengestellt.

Zahl der Versuchspflanzen	Orientierung der Einschnitte	Belichtungsdauer der Spitze (Std.)	Basis phototropisch gekrümmt	Basis noch nicht gekrümmt
8	seitlich	4^{20}	8	—
8	"	4^{15}	8	—
6	"	3^{15}	5	1 (Spitze durchwachsen)
11	"	3^{10}	6	5
8	"	3	5	3
7	"	3	2	5
10	vorn/hinten	3	4	6
9	seitlich	2^{50}	5	4
10	vorn/hinten	2^{45}	7	3

Die unverwundeten Keimlinge, deren Spitzen beleuchtet werden, krümmen sich etwa nach $2^1/_4$—$2^1/_2$ Stunden phototropisch. Temperatur 20°.

Demnach wird die Reizleitung durch die Nötigung, in Ermangelung jeder geradlinigen Verbindung mehrfach in querer Richtung fortschreiten zu müssen, und durch die so schwere Verwundung geradezu auffallend wenig verlangsamt. Der Unterschied im Krümmungsbeginn bei verwundeten und nicht verwundeten Pflanzen beträgt 15 bis höchstens 30 Minuten.

D. Verhinderung der Reizübermittelung innerhalb der Wunde.

Bei einigen (3) Versuchen wurden wieder Stanniolplättchen in die Wunden gesteckt, um jede Übermittelung des Impulses über

die Wundflächen unmöglich zu machen. Gleichwohl erfolgte in der verdunkelten Basis eine phototropische Krümmung, die freilich meist sehr gering blieb. Ich glaube, die Ursache besteht darin, daß durch die Stanniolplättchen eine genügende Wasserversorgung der Spitze verhindert wurde, die sonst mit Hilfe des durch Wurzeldruck aus der Wunde ausgeschiedenen Wassers leicht möglich ist. Man könnte ja auch daran denken, daß das Stanniol irgendwie schädlich wirkt. Doch haben Glimmerplättchen, die man in die Wunde schiebt, ähnliche Wirkung.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes sind, kurz zusammengefaßt. folgende:

1. Eine phototropische Reizleitung in die verdunkelte Basis wird auch dadurch nicht aufgehoben, daß man jede geradlinige Verbindung zwischen der Perzeptions- und der basalen Reaktionszone durch doppelseitige quere Einschnitte je bis über die Mitte des Keimlings unmöglich macht.

2. Durch solche Verwundungen wird weder die Intensität der Reiztransmission wesentlich geschwächt noch wird ihre Geschwindigkeit erheblich herabgesetzt.

Daraus muß man folgern:

3. Der phototropische Reiz breitet sich ebenso leicht in der Querrichtung wie in der Längsrichtung der Koleoptilen aus.

4. Welche Bahnen auch die Reizleitung einschlagen muß, die phototropische Krümmung ist immer ganz allein abhängig von der einseitigen Inanspruchnahme des Perzeptionsorganes durch den Außenreiz.

5. Die Besonderheiten der tropistischen Perzeption müssen also irgendwie durch den Reizleitungsvorgang auf die Reaktionszone übertragen werden und hier die bestimmt gerichtete Krümmung auslösen.

Abschnitt V. Phototropische Krümmung und phototropische Reizleitung in gespaltenen Koleoptilspitzen.

Obwohl die bisherigen Versuche das Problem der tropistischen Reizverkettung schon in ziemlich weitem Maße einzuengen gestatten, wie aus dem theoretischen Teile hervorgehen wird, so blieben der höchst interessanten Rätsel noch gar viele, in denen ein Ansporn,

sie zu lösen, gegeben war. Die gelegentliche Beobachtung, daß eine Koleoptile, die aus unbekannter Ursache ihrer ganzen Länge nach einseitig aufgeschlitzt war, sich noch sehr lebhaft phototropisch krümmte, gab dazu in mancher Hinsicht eine willkommene Handhabe.

A. Phototropische Krümmungen gespaltener Koleoptilspitzen.

Zunächst regte jene Beobachtung direkt die Frage an, ob auch gespaltene Koleoptilspitzen sich noch phototropisch krümmen können. Die Methode der Spaltung ist schon in Abschnitt II besprochen. Um zu verhindern, daß die $^1/_2$—1 cm langen Teilstücke austrocknen, ist es dringend notwendig, mit Wasser gefüllte Glaskäppchen über die gespaltenen Spitzen zu schieben. Sie haben zugleich die Annehmlichkeit, die aufgeschlitzten Lappen zusammenzuhalten, die nach der Operation in einem flachen Bogen spreizend



Fig. 16. Spitze der Koleoptilen halbiert, vordere Hälfte entfernt. Phototropische Krümmung der hinteren Hälfte nach 5 Std.

Fig. 17. Spitze der Koleoptilen halbiert, hintere Hälfte entfernt. Phototropische Krümmung der vorderen Hälfte nach 5 Std.

Fig. 18. Spitze der Koleoptilen halbiert, eine Hälfte entfernt. Phototropische Krümmung der seitlich zum Lichteinfall orientierten Hälfte, nach 4 Std.

Fig. 19. Spitze d. Koleoptilen halbiert, eine Hälfte entfernt, die andere verdunkelt.

sich nach außen krümmen. Freilich wird eine phototropische Krümmung so nicht wahrnehmbar werden, sondern nur ein entsprechendes Krümmungsbestreben, das sich erst nach Entfernung der Glaskäppchen in einer sichtbaren Krümmung äußern kann.

Das Ergebnis war gleich bei den ersten Versuchen so schlagend, daß die Richtigkeit seiner Deutung nicht zu bezweifeln ist, was bekanntlich von sonstigen Reizversuchen an verwundeten Objekten nicht immer behauptet werden kann: Auch die aufgeschlitzten Spitzen krümmen sich mit ihren Teilhälften ausgesprochen phototropisch. Gleichgültig ist es, wie die Spaltebene gelegen ist, ob rechtwinklig oder parallel oder schräg zur Richtung der Lichtstrahlen. Die Krümmung erfolgt stets in Richtung des Lichteinfalles. Die Versuche wurden in mannigfaltigster

Weise variiert, indem der Einschnitt bald von der Breitseite, bald von der Schmalseite der Keimlinge gemacht wurde, bald beide Hälften stehen gelassen, bald die eine, vordere oder hintere oder seitliche, samt Laubblatt entfernt wurde. Der Erfolg war stets schlagend, wie die beigegebenen Figuren (16—19) ohne weiteres erkennen lassen. Doch muß man spätestens nach 3—5 Stunden beobachten, da die Krümmung der Lappen mit der Zunahme der Reaktion in der nicht verwundeten Basis später langsam wieder zurückgeht. Auch in Zimmertemperatur (20—22°) läßt die Krümmung nichts zu wünschen übrig.

Von Interesse waren namentlich auch solche Koleoptilen, bei denen die Spitze nicht ganz median gespalten und in zwei ungleich große Lappen zerfallen war: auch ziemlich schmale Streifen krümmten sich fast stets schon in den ersten Stunden nach der Operation phototropisch, sofern an ihnen nur ein kleines Stückchen der Keimlingsspitze erhalten geblieben war. War dagegen der Schnitt an der eigentlichen Keimlingsspitze vorbeigegangen, so bleiben die spitzenlosen Lappen zunächst gerade. Diese Beobachtungen sind gewiß geeignet, die von Rothert zuerst nachgewiesene Bedeutung des äußersten Spitzenstückes der Keimblätter in einem sehr interessanten Lichte erscheinen zu lassen, und dürften wohl zum Ausgangspunkt eingehenderer Studien über das Wesen des Spitzeneinflusses nicht schlecht geeignet sein. Mir lag nur daran, durch besondere Versuche noch die Vermutung zu erhärten, die sich an sie anschloß, daß nämlich auch die Teile gevierteilter Koleoptilen sich noch phototropisch krümmen können. Dies gelang denn auch unschwer: Wiederum war es gleichgültig, wie die Lappen gegenüber dem Lichteinfalle orientiert wurden; fast stets krümmten sie sich phototropisch. Eine weitere Zerspaltung der Spitze scheitert an technischen Schwierigkeiten, zudem ist sie theoretisch bedeutungslos, da bei der Vierteilung so wie so meist einige Lappen schmäler als $^1/_4$ des Koleoptilumfanges ausfallen, ohne damit ihre phototropische Krümmungsfähigkeit gänzlich einzubüßen.

Abweichend von meiner bisherigen Disposition will ich gleich in diesem Zusammenhange erwähnen, daß ich auch bei anderen Graskeimlingen entsprechende, freilich nur ganz schwache Krümmungen nach Halbierung der Spitzen erzielt habe, so bei Weizen, Roggen und Gerste. Die Keimlinge dieser Pflanzen sind für weitere Versuche ungeeignet.

B. Phototropische Reizleitung von den gespaltenen Koleoptilspitzen in die nicht verwundeten Basalteile.

Die im vorigen mitgeteilten Beobachtungen drängten die für die Lösung der tropistischen Reizverkettung sehr wichtige Frage auf, ob von den gespaltenen Spitzen aus auch noch eine phototropische Reizleitung möglich ist.

a) Spaltung der Spitze bei Erhaltung beider Teilhälften.

Die Spitzen der Koleoptilen wurden, wie bisher, auf eine Länge von 1—1½ cm gespalten, bald von der Breitseite, bald von der Schmalseite; hierauf wurden mit Wasser gefüllte Glaskäppchen über sie geschoben. Die basalen Teile der Keimblätter verdunkelte ich bis auf eine 3—5 mm lange Spitzenzone zunächst mit Papierröhrchen und Deckel. Die Glasröhrchen wurden dabei teils in die Löcher der Deckel hineingesteckt, teils wurden sie so auf die Koleoptilspitzen gesetzt, daß ihr unterer Rand auf den Deckeln ruhte. Die einseitige Beleuchtung erfolgte entweder parallel oder rechtwinklig oder schräg zur Spaltrichtung der Spitze.

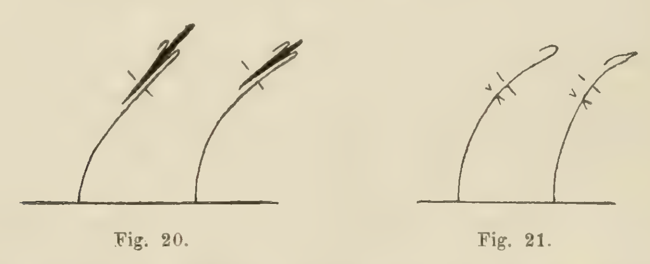


Fig. 20. Fig. 21.

Der Erfolg war stets durchaus eindeutig: In 15 solchen Versuchen bei 29° im Wärmekasten mit 90 Koleoptilen krümmten sich nur 2 Keimlinge nicht phototropisch. Von diesen Koleoptilen war die Spitze bei 35 rechtwinklig (Fig. 20), bei 45 parallel (Fig. 21) und bei 10 schräg zur Richtung der Lichtstrahlen durchschnitten. In einem weiteren Versuche bei Zimmertemperatur (23°) mit 7 Koleoptilen, deren Spitzen rechtwinklig zum Lichteinfall aufgeschlitzt worden waren, krümmten sich nur 3 phototropisch.

In drei Versuchen, in denen die Verdunkelung mit fein gesiebter, trockener Erde erfolgte, krümmten sich von 50 Koleoptilen bei 29° 41 phototropisch, während 9 gerade blieben. Davon war die Spitze bei 16 parallel, bei 22 schräg und bei 12 senkrecht zum Lichteinfall gespalten worden. In zwei anderen Versuchen mit der gleichen Verdunkelungsmethode, bei denen die Spitzen der Koleoptilen

nur in ihrer äußersten Spitze beleuchtet waren, krümmten sich von 27 Koleoptilen immer noch 18, wenn auch schwach, phototropisch.

Auch hier wieder ist die Reizleitung einem indirekten Beweise zugänglich. Zunächst ein Versuch, ohne jede Verdunkelung.

Versuch 29. *Avena sativa.*

Keimlinge $1^1/_2$—2 cm lang.

a) 8 Koleoptilen, Spitze bis zu 0,7 cm Länge gespalten, mit Glaskäppchen.

b) 7 Koleoptilen, Spitze bis zu 0,7 cm Länge gespalten, eine Hälfte abgeschnitten, Glaskäppchen.

c) 13 Koleoptilen, 0,7 cm unter der Spitze dekapitiert, Glaskäppchen.

d) 10 unverletzte Keimlinge.

Nach 2^{25} Stunden einseitiger Beleuchtung bei 22° sind nur die d, an der Spitze, gekrümmt.

Nach einer weiteren Stunde sind die a und b schwach in den unverwundeten Basalteilen gekrümmt; bei d ist die Krümmung auch auf die Basalteile fortgeschritten; die c sind gerade.

Nach zwei weiteren Stunden ist die Krümmung bei a, b, d verstärkt, a und d sind fast gleich stark gekrümmt, b etwas schwächer; bei c hat die Krümmung kaum begonnen.

Nach noch 2 Stunden ist die Krümmung bei a, b, d noch mehr verstärkt; a, d sind gleich stark, b nur wenig schwächer gekrümmt.

Der Versuch wurde fünfmal (dreimal bei 22°, zweimal bei 29°) mit gleichem Erfolge wiederholt.

Im Vergleich dazu folgt ein Versuch, in dem ein Teil der verwundeten Koleoptilspitzen verdunkelt wurde.

Versuch 30. *Avena sativa.*

Keimlinge $1^1/_2$—2 cm lang.

a) 10 Koleoptilen nicht verwundet.

b) 13 Koleoptilen, Spitze bis zu 0,7 cm Länge gespalten, Glaskäppchen.

c) 9 Koleoptilen, ebenso, die Spitze außerdem mit Stanniolröhrchen verdunkelt.

d) 10 Koleoptilen nicht verwundet, aber wie c verdunkelt.

e) 6 Koleoptilen, Spitze 0,5 cm lang dekapitiert, Glaskäppchen.

Nach 2^{45} Stunden einseitiger Beleuchtung bei 23° sind die a und b in den basalen Teilen ganz schwach gekrümmt, a ein wenig stärker als die Mehrzahl der b. c, d, e sind gerade.

Nach 8 Stunden sind die a stark gekrümmt, ebenso stark durchschnittlich die b; von den c sind bedeutend schwächer als a und b 7, etwa so stark wie die b 2 gekrümmt. Die d sind etwa so stark wie die c, die e dagegen stärker als die c und d gekrümmt.

Der Versuch wurde noch zweimal mit 10 verwundeten und an der Spitze verdunkelten Koleoptilen wiederholt. Von ihnen krümmten sich 8 schwächer, 2 so stark wie die nicht verdunkelten Vergleichspflanzen.

Aus diesen Versuchen sieht man: Keimlinge, deren Spitzen man bis zu 1 cm Länge gespalten hat, krümmen sich ebenso schnell und intensiv wie unverwundete Vergleichskeimlinge, dagegen (ebenso wie die letzteren) schwächer, wenn man die gespaltenen Spitzenteile verdunkelt. Daraus aber muß man schließen:

1. Spaltung der Spitze hat weder auf die phototropische Perzeption in der Spitze, noch auf den sich daran anschließenden Reizleitungsvorgang irgend einen hemmenden oder auch nur schwächenden Einfluß.

2. Auch von der gespaltenen Spitze aus ist ein phototropischer Reizleitungsvorgang nach der Basis möglich, wie auch immer die Spitzenhälften orientiert sind.

b) Spaltung der Spitze mit Entfernung der einen Teilhälfte.

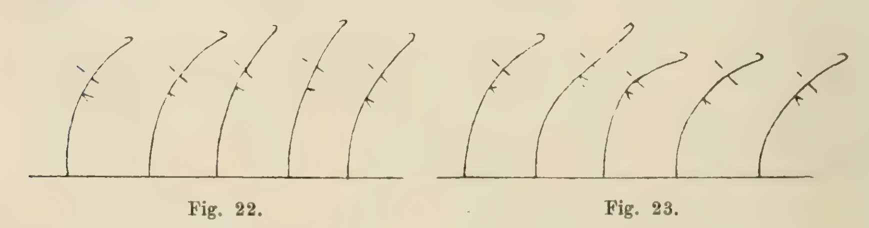


Fig. 22. Fig. 23.

Da ich im Abschnitt II gezeigt habe, daß einige Stunden nach der Entfernung der einen Teilhälfte schon im Dunkeln eine Krümmung nach der entfernten Teilhälfte hin einzutreten pflegt, so mußten diese Versuche mit seitlich orientierter Teilhälfte begonnen werden. In 8 solchen Versuchen mit 110 Keimlingen, deren basale Teile mit feingesiebter, trockener Erde verdunkelt wurden, krümmten sich phototropisch, z. T. stark (vgl. Fig. 22), 89 Koleoptilen; bei 21 fehlte entweder jede Krümmung oder sie war ausschließlich nach der Seite hin gerichtet, wo die eine Spitzenhälfte entfernt worden war.

In 7 entsprechenden Versuchen mit 86 Koleoptilen, deren erhaltene Spitzenhälften nach vorn gerichtet wurden, krümmten sich immer noch 29 (34%) phototropisch (Fig. 23); ebenso viele ließen keine und 28 (33%) eine der phototropischen gerade entgegengerichtete Krümmung erkennen.

In 4 weiteren Versuchen wurden die Spitzenhälften nach hinten gerichtet. Die 41 Versuchskoleoptilen krümmten sich sämtlich sehr ausgesprochen nach dem Lichte. Diese Krümmung kann jedoch

aus den vorhin genannten Gründen **nicht** schlechthin als phototropisch angesehen werden.

c) Spaltung der Spitze, ohne Entfernung, aber mit Verdunkelung der einen Teilhälfte.

Da ein Teil der eben mitgeteilten Versuche keine ganz eindeutigen Ergebnisse geliefert hatte, woran eben hauptsächlich die Wundkrümmung Schuld war, wurde der Versuch gemacht, die eine Spitzenhälfte nicht durch Amputation, sondern durch Verdunkelung auszuschalten. Zu dem Zwecke wurde die Spitze in der bisherigen Weise halbiert und über jede Teilhälfte ein mit Wasser gefülltes, entsprechend langes Glasröhrchen geschoben, deren eines mit schwarzem Papier beklebt oder mit Stanniol umhüllt worden war. Schiebt man die Röhrchen, die aus ganz dünnem Glas zu wählen sind, bis zum unteren Ende des Spaltes, wie es wünschenswert ist, um Vertrocknung der Lappen zu vermeiden, so pflegen die Spitzenhälften unter einem ziemlich großen Winkel zu spreizen. Dies läßt sich dadurch vermeiden, daß man die in gleicher Weise spreizenden Röhrchen zusammenbindet. Ferner ist bei dem Aufsetzen der Röhrchen darauf zu achten, daß die beiden Hälften des Laubblattes zusammen mit dem einen Lappen der Koleoptile in das eine Glasröhrchen kommen. Tut man dies nicht, so werden die Glasröhrchen während des Versuches durch das wachsende Laubblatt von der Koleoptilspitze fortgeschoben. Außerdem empfiehlt es sich, das Laubblatt in dasjenige Glaskäppchen einzuschließen, das beleuchtet werden soll. Das Resultat dieser Versuche, in denen die Verdunkelung wiederum durch feingesiebte Erde erfolgte, ist kurz folgendes:

1. Spitzenhälften seitlich orientiert.

Zahl der Versuche 8. Von 84 Koleoptilen krümmten sich phototropisch 65, blieben gerade 16, trat eine seitliche Krümmung nach der beleuchteten Spitzenhälfte ein bei 3.

2. Beleuchtete Spitzenhälfte nach vorn gerichtet.

Versuchszahl 5. Von 42 Koleoptilen krümmten sich phototropisch 27; gerade blieben 12, entgegengesetzt gerichtet krümmten sich 3.

3. Beleuchtete Spitzenhälfte schräg nach hinten gerichtet[1]).

---

[1]) Aus naheliegenden Gründen wurden hier die spreizenden Spitzenteile nicht zusammengebunden.

Versuchszahl 3. Von 26 Koleoptilen krümmten sich 23 phototropisch; 1 krümmte sich seitlich, 2 blieben gerade. —

Schließlich habe ich auch hier einen indirekten Beweis für die Reizleitung von der Spitze nach der Basis dadurch zu erbringen gesucht, daß ich die Basis beleuchtete, die Spitze aber, nach Entfernung der einen Hälfte, verdunkelte. Die Unterschiede in der Krümmung gegenüber den nicht verdunkelten Vergleichskeimlingen sind aber nicht groß genug, um als beweiskräftig angesehen werden zu können. Außerdem liegt es auf der Hand, daß ein solcher Beweis nur für seitlich orientierte Spitzenhälften möglich wäre.

Aber auch ohne einen indirekten Beweis sind die Versuche mit Beleuchtung nur einer Spitzenhälfte eindeutig genug, um sagen zu können:

1. Auch dann findet eine phototropische Reizleitung von der Spitze nach der Basis statt, wenn man nur die eine Spitzenhälfte beleuchtet.

2. Wie auch diese Spitzenhälfte zum Lichteinfall orientiert sein mag, die phototropische Krümmung der verdunkelten Basis ist stets nach der Lichtquelle hin gerichtet.

3. Eine Krümmung in Richtung der beleuchteten Spitzenhälfte findet in der Basis nicht statt.

4. Trotz der Schwere der Verwundung sind die positiven Ergebnisse auffallend eindeutig.

d) Spaltung der Spitze, ohne Entfernung, aber mit Verdunkelung der einen Teilhälfte und doppelseitiger Beleuchtung der anderen.

Um den dritten der eben ausgesprochenen Sätze noch auf andere Weise sicherzustellen, wurden in 4 Versuchen Koleoptilspitzenhälften nicht einseitig, sondern von entgegengesetzten Seiten gleich intensiv beleuchtet. Es diente zu diesen Versuchen der in Abschnitt III C beschriebene Apparat. Von 33 Koleoptilen, deren Spitzenhälften seitlich zum Lichteinfall orientiert waren, blieben gerade 23; 7 krümmten sich nach der belichteten, 3 nach der verdunkelten Koleoptilhälfte.

Daraus geht hervor, daß allseitige Beleuchtung einer Spitzenhälfte nicht genügt, um eine „phototropische“ Krümmung in der verdunkelten Basis auszulösen, ein Resultat, das mit dem in Abschnitt III C gut übereinstimmt. —

Die Ergebnisse dieses V. Abschnittes lauten in kurzer Zusammenfassung:

1. Auch die einzelnen Teile halbierter oder gevierteilter Koleoptilspitzen von *Avena* krümmen sich noch ausgesprochen phototropisch, wie auch diese Teile zum Lichteinfall orientiert sein mögen; vorausgesetzt, daß sie ein kleines Stückchen der Spitze besitzen.

2. Gleiches gilt für die halbierten Spitzen der Keimlinge des Weizens, des Roggens und der Gerste.

3. Eine phototropische Reizleitung findet fast ebenso leicht von der gespaltenen wie von der unverwundeten Koleoptilspitze aus in die verdunkelte Basis statt.

4. Diese Reiztransmission wird durch die Wunde ebenso wenig wie die Reizperzeption in der Spitze beeinflußt.

5. Eine phototropische Reizleitung erfolgt ferner dann noch nach der verdunkelten Basis, wenn man nur die eine Spitzenhälfte, gleichgültig, wie sie orientiert ist, beleuchtet.

6. Die phototropische Krümmung der Basis ist auch in diesem Falle nach der Lichtquelle hin gerichtet.

7. Dagegen macht sich keine Krümmung nach der belichteten Spitzenhälfte hin geltend; auch dann nicht, wenn man die Spitzenhälften nicht einseitig, sondern allseitig beleuchtet.

Abschnitt VI. Einfluß einiger Außenbedingungen auf die phototropische Reizleitung bei *Avena*.

Schon alle bisherigen Ergebnisse meiner Untersuchungen machen den Schluß unabweislich, daß die phototropische Reizleitung nur innerhalb der lebenden Substanz erfolgen kann. Dies wird namentlich der theoretische Teil meiner Abhandlung deutlich machen. Gleichwohl war es dringend erwünscht, auch durch andere Tatsachen noch die Notwendigkeit der lebenden Substanz für die Reizübermittelung außer alle Frage zu stellen. Dies gelang mit Beeinflussung einer Zone der Reizleitungsbahn durch äußere Umstände.

Bei Ausarbeitung einer brauchbaren Methode war von vornherein darauf Rücksicht zu nehmen, daß der Teil der Reizleitungsbahn, der zu diesem Zwecke verwendet werden konnte, zwischen Spitze und Basis gelegen, sehr lebhaft wächst. Dieser Umstand

veranlaßte folgende Versuchsanordnung, die sich in der Folge ganz ausgezeichnet bewährte.

Da die Versuche wieder im Wärmeschrank vorgenommen werden sollten, so durchbohrte ich jeden der beiden Korke, welche die zwei kreisrunden Öffnungen *a* und *b* (vgl. Fig. 24) im Deckel meines Wärmekastens verschlossen, und befestigte in ihm eine kurze Glasröhre. Mit jeder Glasröhre wurde ein Gummischlauch (*a'*, *b'*)

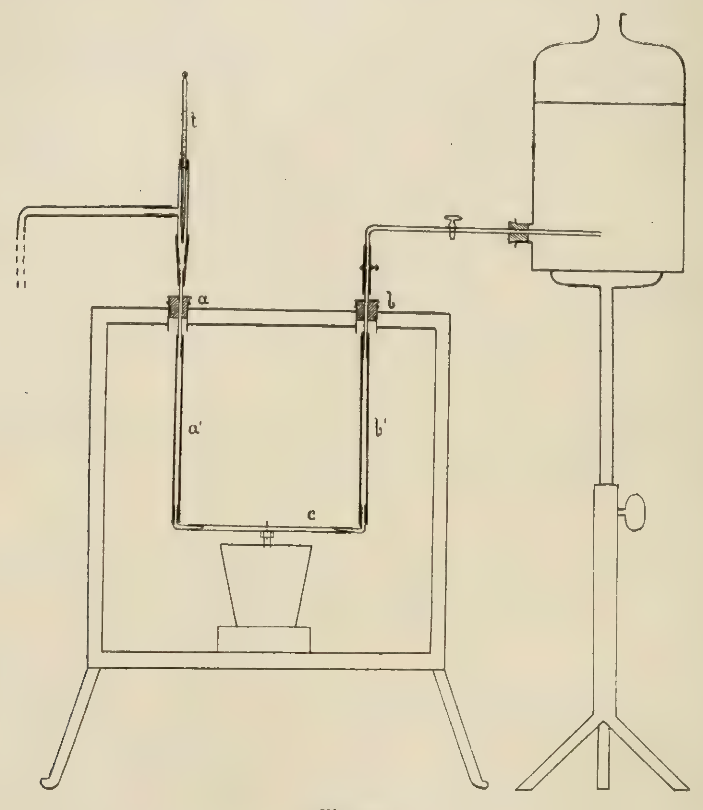


Fig. 24.

entsprechender Länge verbunden, die in das Innere des Wärmekastens hineinhingen. An den unteren Enden von ihnen waren zwei kurze, rechtwinklig gebogene Glasröhrchen befestigt. Ihr freier Schenkel war in eine Spitze ausgezogen. Dadurch, daß über sie ein etwa 12 cm langer Gummischlauch *c* geschoben wurde, war innerhalb des Kastens ein geschlossener Leitungskanal hergestellt,

dessen beide Enden mit der äußeren Umgebung in Verbindung standen. Der Gummischlauch nun, der die quere Verbindung der beiden senkrechten Schläuche herstellen sollte, von 12 cm Länge und 0,4 cm lichter Weite, wurde in seiner Mitte mit einer Nadel quer durchstochen. Hierauf wurden beide Löcher mit der glühend gemachten Nadel sehr vorsichtig so lange zu einer elliptischen Öffnung erweitert, bis ihre Hauptdurchmesser annähernd, doch nicht ganz den Hauptdurchmessern des Koleoptilquerschnittes entsprachen. Diese Löcher sollten zur Aufnahme des Keimblattes dienen. Es war nicht schwer, den Schlauch bis zu einem jeweils gewünschten Punkte über die Koleoptile zu schieben: Ich steckte einfach eine entsprechend weite Glasröhre durch die Schlauchlöcher, schob sie über die Koleoptile und zog sie hierauf vorsichtig aus dem in seiner Lage festgehaltenen Gummischlauch heraus. Durch Vorversuche stellte ich fest, daß durch den Druck des Gummischlauches weder die phototropische Reaktionsfähigkeit noch die Reizleitung in die verdunkelte Basis irgendwie störend beeinflußt wird (vgl. Fig. 25). Die Zurichtung der Versuchspflanze vollzog sich in folgender, einfacher Weise: Zunächst wurde der untere Teil durch ein Papierröhrchen und Deckel bis zu der zu beeinflussenden Zone der Reizleitungsbahn verdunkelt. Alsdann schob ich den Gummischlauch bis zum Deckel über die Koleoptile. Nun wurde das Kulturgefäß in den Wärmeschrank gestellt und durch vorsichtiges Hineinschieben der beiden zugespitzten Glasrohrenden in den Gummischlauch die dichte Verbindung aller Röhrenteile hergestellt (vgl. Fig. 24). Es empfiehlt sich, den Gummischlauch, der stets von schwarzer Farbe gewählt wurde, vor diesen Manipulationen durch Wasser zu ziehen, da man sich dadurch die Herstellung einer dichten Verbindung wesentlich erleichtert.

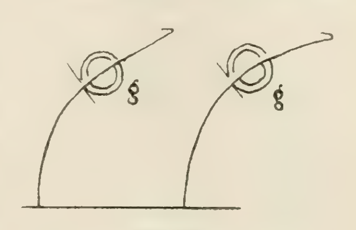


Fig. 25.
g Lage des Gummischlauches. Krümmung basalwärts verdunkelter Keimlinge nach 7 stündiger einseitiger Beleuchtung der Spitzen.

Natürlicherweise muß für einen jeden verwendeten Gummischlauch durch Vorversuche eingehend geprüft werden, ob die eingebrannten Löcher die entsprechende Weite haben, ob sie die Koleoptile nicht quetschen und ob sie anderseits auch nicht zu weit sind. Auf jeden Fall ist es während und nach dem Überschieben des Schlauches über die Koleoptilen zu vermeiden, daß

der Schlauch von oben her platt gedrückt wird, da sich dabei die Löcher verengen und die Koleoptile gequetscht werden kann.

Selbstverständlich muß es verhindert werden, daß zwischen Gummischlauch und Verdunkelungsdeckel Licht auf die Koleoptile fallen kann. Dies erreichte ich dadurch, daß auf der Vorderseite und auf der Hinterseite des Deckels ein schräg sich erhebender Papierkragen befestigt wurde. Außerdem wurden gegen die Vorderseite und gegen die Hinterseite der Röhre kleine schwarze Kartonstückchen von der Breite des Deckels angelehnt.

Sollte der basale Teil der Koleoptile unterhalb der Gummiröhre beleuchtet werden, so verwendete ich ebenfalls Papierröhrchen und Deckel, um der durch den Schlauch beschwerten Koleoptile eine Stütze zu geben. In die Papierröhrchen wurde ein entsprechend großer, klaffender Spalt geschnitten.

Nach Beendigung der Versuche zog ich die rechtwinklig gebogenen Glasröhrchen wieder aus dem Gummischlauch heraus, entfernte das Kulturgefäß aus dem Wärmeschrank, schnitt die Koleoptile innerhalb der Erde unterhalb der Papierröhre ab und streifte die Gummiröhre vorsichtig von ihr herunter.

Mit dieser Versuchsanordnung erreicht man es auf einfachste Weise, daß das Koleoptilstück, das sich innerhalb des Schlauches befindet, während des 8—9 Stunden währenden Versuches weiter wachsen kann, ohne daß der Leitungskanal irgendwie undicht wird. Freilich gestaltet sie exakte Versuche recht zeitraubend, weil sie es nicht wohl erlaubt, mehrere Koleoptilen in einem Versuche zu prüfen. Übrigens glaube ich nicht, daß sich andere Methoden ersinnen lassen, mit denen dies leicht möglich wäre. Eben wegen dieser Langwierigkeit der Versuche habe ich mich auf die Untersuchung weniger Außeneinflüsse beschränkt, die die eingangs dieses Abschnittes gestellte Frage zu lösen erlaubten. Ich muß es anderen überlassen, die Untersuchungen weiter auszudehnen. Zudem ist die Deutung der Ergebnisse nicht immer ganz einfach. —

In dieser Hinsicht schien es nach reiflichen Erwägungen am wahrscheinlichsten, daß eine Untersuchung des Einflusses verschiedener Temperaturen oberhalb des Optimums auf die Reiztransmission an das gewünschte Ziel würde führen können. Bekanntlich werden die Reizvorgänge in Temperaturen unterhalb des Supramaximums durch die eintretende Wärmestarre gehemmt, ehe der Tod eintritt. Dies konnte auch für die Reizleitung gelten, vorausgesetzt, daß sie durch die lebende Substanz vermittelt wird.

Zur entsprechenden Erwärmung der in den Gummischlauch eingeschlossenen Koleoptilzone diente Wasser. Die Versuche wurden in der Weise angestellt, daß das eine Ende des Leitungskanals (außerhalb des Wärmekastens) mittels einer Gummischlauchverbindung, die durch einen Schraubenquetschhahn beliebig verengt werden konnte, und einer mit Zweiweghahn verschließbaren Glasröhre an eine tubulierte, mit erwärmtem Wasser gefüllte 5-Liter Glasflasche angeschlossen wurde. Die Flasche ruhte auf einem Wasserbade. Auf dem anderen Ende des Leitungskanals wurde ein T-Glasrohr befestigt, in dessen eines Ende ein Thermometer (t) eingepaßt und an dessen anderem Ende ein langer, ableitender Gummischlauch angebracht war (vgl. Fig. 24). Durch entsprechende Erwärmung des Wassers, geeignete Stellung des Glashahnes und Quetschhahnes ließ sich der Wasserstrom so regulieren, daß er 7—9 Stunden an dem Thermometer mit gleicher Temperatur vorbeifloß. Die Schwankungen dürfen im allgemeinen höchstens 2° betragen. Freilich muß man mindestens jede Stunde kontrollieren und eventuell mit der Schraube des Quetschhahnes den Zufluß entsprechend korrigieren. Besondere Versuche zeigten, daß die Temperatur an der Stelle der Gummiröhre, wo sich die Koleoptile befindet, durchschnittlich 1—1½°, je nach Strömungsgeschwindigkeit des Wassers, höher ist als das Thermometer anzeigt. Die im folgenden mitgeteilten Zahlen sind danach entsprechend korrigiert worden.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind in der umstehenden Tabelle zusammengestellt.

In 5 Vergleichsversuchen, in denen die Basis der Koleoptilen einseitig beleuchtet wurde, krümmten sich bei einer Wassertemperatur von 39—42° alle 5 Keimlinge mit der Basis phototropisch.

Schließlich muß darauf hingewiesen werden, daß in allen Versuchen die beleuchtete Spitze sich sehr ausgesprochen nach dem Lichte hin krümmte und daß bei sämtlichen Versuchen ein und derselbe Gummischlauch verwendet wurde.

Die Versuche lehren, daß die phototropische Reizleitung durchschnittlich völlig gehemmt wird bei einer Temperatur von etwa 39—41°, daß sie aber schon geschwächt wird von etwa 37° an, während die Tötungstemperatur für die Koleoptile (bei den obigen Versuchsbedingungen in Wasser) etwa von 43° an, die für das eingeschlossene Laub-

blatt durchschnittlich von 41° an gegeben sein dürfte. Individuelle Abweichungen, die natürlich auch hier vorkommen, ändern an dem Ergebnis nichts. Das phototropische Krümmungsvermögen der Basis wird bei 39—42° nicht aufgehoben.

Temperatur des Wassers[1])	Zahl d. Versuche und der Versuchspflanzen	Verdunkelte Basis	Bemerkungen
28°—30°	1	stark gekrümmt	—
33°—36°	1	stark gekrümmt	—
36°—38°	1	etwas weniger stark gekrümmt	—
37°—40°	3	ziemlich stark gekrümmt 1 spurenweise gekrümmt 2	—
38°—41°	8	ziemlich stark gekrümmt 2 spurenweise gekrümmt 2 gerade 4	Am Ende der Versuche ist das Laubblatt innerhalb der Koleoptile abgestorben bei 2, Koleopt. —.
39°—42°	9	ziemlich stark gekrümmt 1 spurenweise gekrümmt 2 gerade 6	desgl. 4, Koleopt. —.
40°—43°	5	gerade 5	desgl. 5, die Koleoptile bei 1.

Der Erfolg dieser Wärmeversuche harmoniert nicht mit der Annahme, daß die Reizleitung von der lebenden Substanz unabhängig sei: Diffusionsvorgänge u. dgl. müßten mit Zunahme der Temperatur im Gegenteil beschleunigt werden; er findet, wie mir scheint, nur eine Erklärung unter der Voraussetzung, daß an der Reiztransmission die lebende Substanz aktiv beteiligt ist. Eben deshalb unterliegt der Reizleitungsvorgang der Wärmestarre.

Noch überzeugender sind in dieser Hinsicht die folgenden Versuche, in denen eine entsprechende Zone der Reizleitungsbahnen in anderer Weise durch Außenumstände beeinflußt wurde. Sie sind viel schlagender ausgefallen, als ich im voraus glaubte annehmen zu dürfen. Meine Methode hat sich dabei dauernd aufs beste be-

1) Die angegebenen Zahlen sind die Grenzen, innerhalb deren die Temperatur an den Stellen der Leitungsröhre schwankte, wo sich die Koleoptile befand. Maßgebend ist also der mittlere Wert.

währt. Diesen Versuchen lag der Gedanke zugrunde, ob es nicht auch möglich sein möchte, die Reizleitung durch bestimmte chemische Körper zu verhindern, ohne jedoch die lebende Substanz zu töten. Solchen Versuchen wird freilich durch die geringe Durchlässigkeit der Kutikula für sehr viele Stoffe ein Hindernis bereitet. Deshalb mußten solche Körper gewählt werden, die verhältnismäßig schnell und leicht die Kutikula durchdringen. Dies ist nach J. K. Goebels Studien (1903) in erster Linie der Fall für Gase und Chloroform und von Salzen für Kalisalpeter und Kochsalz. Auch der Äthylalkohol diffundiert verhältnismäßig leicht. Mit diesen Körpern war es möglich, erstens zu prüfen, wie nicht oder wenig giftige Stoffe, etwa durch osmotische Wirkungen, und wie sehr giftige Stoffe die phototropische Reizleitung beeinflussen.

Die Versuche, deren Ergebnisse in der folgenden Tabelle zusammengestellt sind, verliefen ganz ebenso wie die Wärmeversuche: zunächst ließ ich $2^1/_2$—3 Stunden lang ohne Belichtung der Keimlinge die Lösung oder das Gas auf eine kleine Zone in der oberen Hälfte des Keimblattes einwirken, sodann noch 6—7 Stunden bei einseitiger Beleuchtung der Keimblattspitze. Um zu sehen, ob und wie die Stoffe die phototropische Krümmungsfähigkeit der Basis hemmen, habe ich in einigen Versuchen stets auch die basalen Teile des Keimblattes, unterhalb der beeinflußten Zone, einseitig belichtet. Nach Abschluß der Versuche wurden die Keimlinge gezeichnet. In allen Fällen war die einseitig belichtete Spitze ausgesprochen phototropisch gekrümmt. Durch mikroskopische Betrachtung (Plasmaströmung!), oft auch durch Plasmolyse von Schnitten mit Kalisalpeter stellte ich fest, ob die Zellen der beeinflußten Zone abgestorben waren. Dies war niemals der Fall. Zwischen diesen Versuchen wurden hier und da stets wieder Kontrollversuche der Art gemacht, daß bei den Keimlingen, die ohne sonstige Beeinflussung mit der Gummiröhre armiert worden waren, die Spitzen einseitig belichtet wurden. Ich erhielt dabei stets, ohne Ausnahme, sehr starke phototropische Krümmungen in den verdunkelten Basalteilen; der beste Beweis dafür, daß die Haferkeimlinge, die in solcher Weise behandelt werden, noch immer überaus gleichmäßig reagieren. Gleichwohl hätte ich gern etwas größere Versuchszahlen gewonnen. Man bedenke aber, daß die in Tabelle 2 und 3 mitgeteilten Versuche, abgesehen von den zwischendurch angestellten Kontroll-Versuchen schon 120 Versuchstagen entsprechen.

	Nur die Keimlingsspitze einseitig belichtet					Spitze und Basis der Keimblätter einseitig beleuchtet				
	Zahl d. Versuche u. Keimlinge	Phototropische Krümmung d. Basis				Zahl d. Versuche u. Keimlinge	Phototropische Krümmung d. Basis			
		stark	mittel	spurenweise	nicht		stark	mittel	spurenweise	nicht
1. Kalisalpeter:										
a) 2,5 %	5	2	3							
b) 3 %	8	1	1	2	4					
		(4)								
c) 3,5 %	13			1	12	3	3			
d) 3,5 % . . . . nach $2^1/_2$ Std., bei Beginn der Belichtung, durch H_2O ersetzt	3	3								
2. Kochsalz:										
1,5 %, isosm. = 2,5 % KNO_3	5				5					
2,03 „ „ = 3,5 „ KNO_3	5				5	2	2			
3. Rohrzucker:										
18 %, isosm. = 3,5 % KNO_3	4	3		1						
4. Äthylalkohol:										
a) 2,4 % (Gew.-%), isosm. = 3,5 % KNO_3 . . .	7	2		3	2					
		(5)								
b) 4 % (Gew.-%), isosm. = 5,8 % KNO_3 . . .	8	1		1	6	4	1	3		
		(2)								
5. Chloroformwasser:										
Konzentr. H_2O-Lösg.[1]), 1 vol : 4 vol H_2O	6			1[2])	5	3		3		
desgl., aber wie bei 1 d . .	3		3							
6. Kohlensäure-Gas:										
Konzentr.	13	2	2	6	3	3	2		1	
		(10)								

1) Nach Kunkel (1899, S. 435) löst sich von Chloroform in Wasser bei 0° 0,987 %, bei 41,6° 0,712 %.

2) Das in diesem Versuche verwendete Chloroformwasser hatte schon zu zwei Versuchen gedient, daher es möglich ist, daß der Prozentgehalt an Chloroform wesentlich zurückgegangen war. Bei den weiteren Versuchen wurde die Lösung jedesmal neu zubereitet.

Wie man sieht, vermag Kohlensäuregas, das auf eine 3—4 mm lange Zone der Leitungsbahn einwirkt, die phototropische Transmission wohl etwas, aber doch nur wenig zu hemmen[1]). Um so auffälliger ist die Hemmung durch Chloroformwasser.

Zur Beurteilung des Einflusses, der durch Kalisalpeter-, Kochsalz- und Äthylalkohollösung ausgeübt wird, ist es notwendig, mit den osmotischen Verhältnissen der Keimblätter vertraut zu sein. Darüber geben folgende Beobachtungen Aufschluß. Bei Schnitten, die aus der oberen Hälfte der Koleoptilen genommen werden, beginnt die Plasmolyse in 2,5—3 % Kalisalpeterlösung (2,7 %: Mittelwert aus vielen Messungen). Man muß jedoch bald nach der Übertragung der Schnitte in die Lösung beobachten,

	Nr. der Keimblätter	bei Versuchsbeginn 9 h	10 h	11 h	2 h	5 h	7 30 h	In heißem Wasser (70 °) abgetötet (zur Zeit der letzten Messung)
Teilstriche	1	72	74	77				70
	2	106	108	111				101
	3	91	94	97				88
	4	110	112	114				104
	5	114	120	123				114
	6	101	102	105				97
	7	89	90	92	95	98	100	95
	8	79	80	81	84	87	90	82
	9	73	74	75	79	91	99	90
	10	105	106,5	107	110	113	114,5	105
	11	108						96
	12	106						98
	13	88						78
	14	117						106
	15	105						94

da ich gefunden habe, daß die Durchlässigkeit des Plasmas der *Avena*-Keimblätter (oft oder immer?) ganz auffallend groß ist, noch größer als es nach Janse (1888) für einige Algen (zB. *Chaetomorpha*) der Fall ist. In 3,5 % Kalisalpeterlösungen sind die Plasmakörper nach 22—24 Stunden nicht abgestorben. Diese Messungen geben natürlich noch keinen Aufschluß über den zeitlichen Beginn der Plasmolyse in unverletzten Keimlingen. Um nun zu sehen, wie sich solche in 3,5 % Kalisalpeterlösung verhalten,

1) Damit erfährt meine frühere Angabe (Fitting, 1907, S. 144) eine Einschränkung.

trug ich mit Spirituslack zwei Marken an entsprechenden Stellen auf, maß den Abstand in der üblichen Weise mit dem Meßmikroskop und setzte hierauf den Blumentopf in verkehrter Lage so auf ein Becherglas, daß die Keimblätter zu $^3/_4$ ihrer Länge senkrecht nach abwärts in eine 3,5 % Kalisalpeterlösung tauchten. Die Messungen wurden in Intervallen wiederholt und bei drei Kulturen ausgeführt. Die erhaltenen Zahlen sind in der vorstehenden Tabelle (S. 227) gegeben.

Die Messung wurde verschiedentlich noch kürzere Zeit nach dem Versuchsbeginn wiederholt, ohne anderen Erfolg. Man muß aus den ermittelten Zahlen also schließen, daß 3,5 % Kalisalpeterlösung unverletzte Keimblätter[1]) von *Avena*-Keimlingen, die in der Erde wurzeln, nicht zu plasmolysieren vermag, ja daß solche Lösung nicht einmal das Wachstum stark hemmt. Ähnlich scheint es sich mit isosmotischen Kochsalzlösungen zu verhalten. Um so interessanter ist es unter diesen Umständen, daß durch 3,5 % Kalisalpeterlösung und ebenso durch eine mit dieser Lösung isosmotische Kochsalzlösung die phototropische Reizleitung völlig aufgehoben wird. Die Durchgangsgeschwindigkeiten von KNO_3 und NaCl durch die Kutikula sind nach J. K. Goebel (1903, S. 28) nicht sehr verschieden. Ob es sich bei der Hemmung der duktorischen Vorgänge aber allein um eine osmotische Wirkung handelt, ist nicht sicher, da 2,5 % Kalisalpeterlösung weit weniger als die isosmotische Kochsalzlösung die Reiz-

1) Für die richtige Beurteilung dieser Verhältnisse sind wichtig auch noch weitere Messungen an Keimblättern, die samt den Körnern von den Wurzeln getrennt und mit ihrer oberen Hälfte verkehrt in 3,5 % KNO_3 gehängt worden waren.

	Nr. der Keimblätter	bei Versuchsbeginn 9 h	10 h	11 h	2 h	7 h	In heißem Wasser (70°) abgetötet
Teilstriche	1	98	96	96	99	101	92
	2	103	98	96	100,5	109	98
	3	99	95	96	97,5	98	90
	4	94	90	90	92,5	94	88
	5	102	100,5	101	102	106	99
	6	83,5	86	86	89,5	93	81

Bei solchen Keimlingen tritt also zunächst eine Verkürzung ein, worauf aber bald das Wachstum wieder aufgenommen wird.

leitung hemmt. Das bedarf weiterer Untersuchungen. Daß eine mit der 3,5 % KNO_3-Lösung isosmotische Rohrzuckerlösung die Reizleitung nicht beeinflußt, wird mit der Tatsache verständlich, daß Rohrzucker die Kutikula sehr schwer passiert (J. K. Goebel, 1903, S. 28). Wodurch Äthylalkohol wirkt, läßt sich vorläufig nicht deutlich übersehen.

Die Ergebnisse aller der Versuche, die ich in diesem Abschnitte mitgeteilt habe, werden nur mit der Annahme verständlich, daß die phototropische Reizleitung mit aktiver Beteiligung der lebenden Substanz vermittelt wird. Gerade solche Einflüsse, die auch sonst die Reizbarkeit der lebenden Substanz durch Wärmestarre, Trockenstarre oder Anaesthesie ungünstig beeinflussen, hemmen auch den Ablauf dieser Reiztransmission[1]. Bei dieser Sachlage ist es überaus merkwürdig, daß die Reizleitung durch noch so starke Verwundungen der Transmissionszone so gut wie gar nicht beeinflußt wird!

Abschnitt VII. Versuche über phototropische Reizleitung an anderen Objekten.

Selbstverständlich wäre es wünschenswert gewesen, die Ergebnisse meiner Versuche an den Haferkeimlingen bei anderen Objekten noch weiter zu kontrollieren, wenn sie auch so eindeutig und überzeugend ausgefallen sind, daß an ihrer Richtigkeit ein Zweifel wohl nicht möglich ist. Es könnte ja aber sein, daß die phototropische Reizleitung bei anderen Pflanzen in ganz anderer Weise und unter anderen Bedingungen erfolgt!

Es lag nahe, zunächst an andere Graskeimlinge zu denken, so etwa an die Keimlinge des Roggens, des Weizens und der Gerste, die ähnlich unempfindlich gegen Verwundungen zu sein scheinen wie *Avena* und die nicht weniger dünne Koleoptilen besitzen. Die Keimlinge der Gerste erwiesen sich aber wegen ihrer sehr geringen

1) Ich glaube, daß es mit einer Abänderung der Versuchsmethode, die ich in diesem Abschnitte beschrieben habe, keine Schwierigkeiten machen wird, auch die wichtige Frage zu lösen, ob die Perzeptionsvorgänge in der gleichen oder in anderer Weise durch die Außenumstände beeinflußt werden wie die Reizleitungsprozesse. Ferner dürfte sich nach gelegentlichen Beobachtungen mittels meiner Methode auch entscheiden lassen, durch welche Beeinflussungen einer lokalen Zone die durch die Belichtung der Keimlingsspitze ausgelöste Wachstumshemmung der basalen, nicht belichteten Keimblatteile aufgehoben werden kann.

phototropischen Krümmungsfähigkeit als ungeeignet. Bei denen des Roggens und des Weizens, die sich intensiver krümmen und bei denen durch Verdunkelung der Koleoptilspitze mit Stanniolkäppchen oder durch Verdunkelung des Basalteiles mit Papierröhrchen in optimaler Temperatur der Nachweis leicht ist, daß eine Reizzuleitung von der Spitze her besteht, scheint die Empfindlichkeit bedeutend geringer zu sein als bei *Avena*. Infolgedessen bleibt die Krümmung des verdunkelten Basalteiles meist recht gering. Gleichwohl habe ich bei beiden Objekten einige Reizleitungsversuche mit solchen Koleoptilen gemacht, die durch einen Quereinschnitt bis zur Mitte in verschiedener Orientierung verwundet worden waren. Das Ergebnis war positiv. Doch waren die Krümmungen nicht so ausgesprochen, daß eine weitere Variierung der Versuche aussichtsreich erschien. Koleoptilen mit doppelten Quereinschnitten krümmten sich nicht namhaft phototropisch.

In Betracht gezogen, aber wegen allzu geringer Dicke ihrer Koleoptilen verworfen wurden die Keimlinge von *Phalaris canariensis*, *Elymus arenarius*, *E. giganteus*, *Penicillaria spicata*, *Ceratochloa australis*, *Panicum sanguinale*, *Sorghum aegyptiacum*, *S. saccharatum* und *S. nigrum*. Auch die Hoffnungen, die ich auf *Sorghum vulgare* gesetzt hatte, erfüllten sich nicht. Rothert bespricht und bildet die Keimlinge einer Panicee ab (1894, S. 75 ff), „die im Amurgebiet unter dem Namen Gao-lan kultiviert wird und deren botanischer Name angeblich *Sorghum vulgare* ist" und die wegen der Größe, Dicke und wegen der phototropischen Eigenschaften ihrer Keimlinge brauchbar erscheint. Ich erhielt aber aus Kazan, woher Rothert seine Pflanzen bezog, und aus einer Reihe deutscher Gärten, so auch von Haage & Schmidt, unter dem Namen *Sorghum vulgare* immer eine offenbar ganz andere Pflanze, deren Keimlinge nicht dicker als diejenigen von *Panicum* und für meine Zwecke ganz ungeeignet waren, wenn auch die Krümmungsfähigkeit des Hypokotyls und die Empfindlichkeit der Koleoptile durch eine Verwundung der letzteren nicht namhaft herabgesetzt zu werden scheint. Schließlich glaubte ich noch in den sehr dicken Keimlingen von *Zea Mays*, die nach dem Paniceentypus gebaut sind, ein recht brauchbares Objekt gefunden zu haben. Abgesehen von sehr großen individuellen Differenzen und sehr störenden starken Nutationen wird aber bei ihnen durch einen queren Einschnitt in die Koleoptile das phototropische Krümmungsvermögen des ganzen Keimlings scheinbar ganz herabgesetzt.

Unter den Keimlingen der Dikotylen fand ich keinen einzigen, den ich für meine Versuche hätte brauchen können. Da sie im allgemeinen sehr empfindlich gegen Verwundungen zu sein pflegen, so könnte man vielleicht versuchen, sie lokal zu tordieren. Es wäre nicht undenkbar, daß sich durch solche Versuche vielleicht einige Anhaltspunkte zur Beurteilung der Reiztransmission würden gewinnen lassen. Stengel erwachsener Pflanzen wurden bisher nicht von mir untersucht.

Abschnitt VIII. Über die Leitung des traumatotropen Reizes in der Wurzelspitze.

Ich war bemüht meine Versuche auch auf andere Tropismen auszudehnen. Leider gibt es verhältnismäßig recht wenige Planzen, bei denen man einen Erfolg erwarten kann. Günstige Objekte dürften in mancher Hinsicht, wegen der Trennung der Perzeptions- und Reaktionszone, die Tentakeln von *Drosera* sein. Doch habe ich aus verschiedenen Gründen mit dieser Pflanze nicht gearbeitet. Daneben kam eigentlich nur noch die Wurzelspitze in Betracht und zwar für die hydrotropische oder traumatotropische Reizleitung. Letztere bietet der Untersuchung die geringsten technischen Schwierigkeiten dar und erlaubt zunächst leicht ein Urteil, ob die Wurzeln überhaupt für solche Versuche geeignet sind. Einige Versuche liegen nur von Pollock (1900, S. 14 ff.) vor. Aus ihnen läßt sich aber nicht viel entnehmen. Von Bedeutung sind für mich nur diejenigen Versuche mit *Vicia Faba* — seiner einzigen Versuchspflanze —, in denen sich die Wurzeln auch dann normal traumatotrop krümmten, als eine traumatotrope Reizleitung infolge eines queren Einschnittes nur in der Wurzelhälfte möglich war, die der gereizten Stelle opponiert war, also bei der Krümmung konkav wurde. Aber diese Versuche sind deshalb nicht einwandfrei, weil wir nicht sicher wissen, ob nicht auch die Streckungszone traumatotropisch empfindlich ist. Darüber fehlen sichere Aufschlüsse (vgl. die Zusammenfassung bei Fitting 1905, S. 721); zB. beobachtete Detlefsen (1882, S. 643 ff.) bei *Faba*-Wurzeln noch traumatotrope Krümmungen, wenn er 5 mm von der Spitze entfernt feine Quereinschnitte in die Wurzel machte! Es waren also bei allen verwendeten Pflanzen entsprechende Vorversuche nötig. Die Wurzeln wurden in der üblichen Weise in Sägespänen gezogen. Die Versuche selbst fanden in Wasser statt, teils bei Zimmertemperatur im Dunkelschrank, teils im Wärmekasten. Sie sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

	Vicia Faba Keimwurzeln				*Phaseolus multifl.* Keimwurzeln				*Lupinus albus* Keimwurzeln			
	Zahl der Versuche	Zahl der Wurzeln	davon traumatotrop gekrümmt[1])	in %	Zahl der Versuche	Zahl der Wurzeln	davon traumatotrop gekrümmt[1])	in %	Zahl der Versuche	Zahl der Wurzeln	davon traumatotrop gekrümmt[1])	in %
a) Ein Einschnitt hinter der Spitze: bei *Vicia* 2-3 mm, *Phaseolus* 1-2 „, *Lupinus* 1-2 „ von der Spitze entfernt	26	680	275	**40**	23	517	173	**33**	14	421	172	**41**
b) Ein Einschnitt hinter der Spitze (wie bei a): Nach 4—6 Std. Spitze auf der gleichen Seite mit einer Nadel angesengt	11	262	nach 4-5 Std.[2]) 107 nach weiteren 4-5 Std [3]) 159	41 **61**	9	145	nach 5 Std.[2]) 54 nach weiteren 4-5 Std.[3]) 120	37 **83**	7	174	nach 4 Std.[2]) 66 nach weiteren 4 Std.[3]) 131	38 **75**
c) Ein Einschnitt hinter der Spitze (wie bei a): Nach 4—6 Stdn. Spitze auf entgegengesetzter Seite angesengt	7	187	61 [5[4])]	**33**	8	160	3 [42[4])]	**1,8** [26]	6	155	nach 4 Std.[2]) 59 nach weit. 4 Std.[3]) 11 [12[4])]	38 **7**
d) Zwei Einschnitte hinter der Spitze von entgegengegengesetzter Seite: bei *Vicia* 1-2 u. 3-4 mm, *Phaseolus* 1 u. 2 „, *Lupinus* 1 „ 2 „ hinter der Spitze. Nach 4—5 Stdn. Spitze auf der Seite des untersten Einschnittes angesengt	7	190	16 [17[5])]	8	5	70	0	0	3	60	0	0
e) Kontrollversuche. Ein Einschnitt hinter der Spitze wie bei a: Spitze nicht einseits verwundet	5	171	nach 4 Std. 56 nach weiteren 4 Std. 31	33 **18**	5	126	nach 4 Std. 45 nach weiteren 4 Std. 67	36 **53**	2	85	nach 4 Std. 34 nach weiteren 4 Std. 12	40 **14**

1) Oberhalb der Schnittwunden.

2) Nach Anbringung des Einschnittes.

3) Nach der Ansengung der Spitze.

4) Im Sinne der Schnittwunde, also entgegengesetzt gekrümmt.

5) Unterhalb des obersten Einschnittes traumatotrop gekrümmt.

Mit *Vicia Faba*-Wurzeln machte ich noch folgende Versuche:

e) In 4 Versuchen krümmten sich von 80 Wurzeln, die in 2—3 mm Entfernung von der Spitze einseitig angesengt wurden, nach 3—4 Stunden traumatotropisch 39=49%.

f) In 1 Versuch mit 15 Wurzeln, die in $3^1/_2$—4 mm Entfernung von der Spitze verwundet worden waren, fand ich nach 3 Stunden keine traumatotropisch gekrümmte Wurzel.

g) In 1 Versuch mit 22 Wurzeln, die in $^1/_2$—1 mm Entfernung von der Spitze durch einen Einschnitt verwundet worden waren, krümmten sich in 3—4 Stunden 15=68% traumatotropisch. Als hierauf die Spitze auf der gleichen Seite angesengt wurde, zählte ich nach weiteren 3—4 Stunden 20=90% gekrümmte Wurzeln.

Die Ergebnisse meiner Versuche sind also folgende:

1. Bei 30—50% der Wurzeln von *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus albus* ist nicht allein der Vegetationspunkt, sondern auch die Streckungszone traumatotropisch empfindlich.

2. Bei *Vicia Faba*-Wurzeln ist der traumatotropisch empfindliche Spitzenteil mindestens 2—3 mm[1]), bei *Lupinus* und bei *Phaseolus* mindestens 1—2 mm lang. Die Empfindlichkeit scheint aber nach dem Vegetationspunkt hin zuzunehmen (vgl. a, e, f und g).

3. Wenn man an den Wurzeln, die durch einen queren Einschnitt halb durchschnitten worden waren, nach einigen Stunden die Spitzen auf der Seite des Schnittes ansengt, so läßt sich bei allen Versuchspflanzen, besonders aber bei *Phaseolus* und *Lupinus*, eine sehr bedeutende Vermehrung in der Zahl der traumatotropisch gekrümmten Wurzeln beobachten. Es ist möglich, daß diese Zunahme die Folge der traumatotropischen Reaktion ist, die durch die Verwundung der Spitze ausgelöst wurde. Somit hat die Angabe Pollocks für *Vicia Faba*, bei deren Wurzeln ich (vgl. b) ein viel weniger überzeugendes Ergebnis erzielte, wenigstens an einigen anderen Wurzeln sich völlig bestätigen lassen.

4. Daß die Vermehrung der gekrümmten Wurzeln jedenfalls nicht allein auf die Wirkung des Einschnittes bezogen werden kann, zeigen die Kontrollversuche e ganz deutlich.

5. Wie vorsichtig man aber mit der Deutung der unter 3 erwähnten Versuche sein muß, lehrt der Umstand, daß solche traumatotropischen Krümmungen bei *Phaseolus* und *Lupinus* in recht geringer Zahl erfolgen, wenn man die Spitze auf entgegengesetzter Seite vom Einschnitt verwundet. Die wenigen positiven Zahlen stellen es überhaupt in Frage, ob die Krümmungen traumatotropisch sind

1) Diese Beobachtung steht in Widerspruch mit den Angaben von Spalding (1894, S. 424) und Pollock (1900, S. 1 ff.), nach denen nur eine 1,5 mm lange Spitzenzone empfindlich ist.

und nicht vielmehr auf sonstigen unkontrollierbaren Nutationen beruhen, wie sie bekanntlich bei Wurzeln so leicht vorkommen.

6. Dagegen machen die viel größeren Zahlen, die ich bei *Vicia Faba*-Wurzeln erhielt, die Annahme sehr wahrscheinlich, daß auch bei solchen Versuchsbedingungen eine traumatotropische Reizleitung von der Spitze über eine verletzte Zone hinweg möglich ist.

7. Überhaupt keine *(Phaseolus, Lupinus)* oder fast keine *(Vicia Faba)* Krümmungen beobachtet man oberhalb der Schnittwunden, wenn man die Wurzeln an der Spitze ansengt, nachdem man von entgegengesetzten Seiten zwei Einschnitte gemacht hat.

Daraus wird man aber folgern müssen:

1. Die untersuchten Wurzeln sind gegen Verwundungen so empfindlich, daß sie zu solchen Versuchen über das Wesen der Reizleitung, wie ich sie bei *Avena*-Keimlingen anstellte, nicht wohl verwendet werden können, da die Ergebnisse wegen der geringen Zahl der Krümmungen oder wegen ihrer Mehrdeutigkeit unbefriedigend sind.

2. Gleichwohl spricht die eine Gruppe (b) der Versuche, bei der eine traumatotrope Reizkrümmung auch dann erfolgte, als eine Reizleitung infolge eines queren Einschnittes nur in derjenigen Wurzelhälfte möglich war, die der gereizten Stelle opponiert ist, sehr dafür, daß bei der traumatotropen Reizleitung ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der phototropischen obwalten.

3. Von den Wurzeln der untersuchten Pflanzen kann man nicht sagen, daß das traumatotropische Perzeptionsvermögen ausschließlich auf die Spitze der Wurzel lokalisiert sei[1]).

B. Theoretischer Teil.

Ich kann mich nun der zweiten Hauptaufgabe meiner Abhandlung zuwenden, die in dem Versuche bestehen muß, den Vorgang der tropistischen Reizübermittelung mit Hilfe der im Vorstehenden mitgeteilten Tatsachen einer möglichst eingehenden Analyse zu unterziehen. Es wird notwendig sein, dabei von den einfachsten

---

[1]) Trotz aller vorliegenden Arbeiten über den Traumatotropismus der Wurzeln bleibt noch viel zu tun, bis die Bedingungen klar erkannt sind, unter denen eine solche Reaktion ausgelöst wird (vgl. auch Fitting, 1905, S. 721).

Vorstellungen auszugehen, die man sich, die Kenntnis der Krümmungsmechanik vorausgesetzt, über das Zustandekommen der tropistischen Reizleitung von vornherein machen könnte oder wohl auch gemacht hat, um von ihnen aus das Problem soweit als möglich einzuengen.

Wenn man die verschiedenen Vorstellungen überblickt, die man sich über das Wesen der Transmission bilden könnte, so sieht man bald, daß sie sich nach auffälligen, gemeinsamen Merkmalen und wichtigen Unterschieden in zwei Gruppen sondern lassen und daß leicht ein Urteil darüber zu gewinnen ist, welche dieser Gruppen nach meinen Beobachtungen zur Erklärung der Reizverkettung nicht genügen kann, wenigstens soweit es sich um den Phototropismus der Graskeimlinge, im besondern von *Avena*, handelt, der hier zunächst ganz allein berücksichtigt werden soll. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Gruppen besteht darin, daß die zur ersteren gerechneten Hypothesen samt und sonders die Fernwirkung in letzter Linie auf eine ungleiche (verschieden denkbare) Reizung der verschiedenen Seiten der Reaktionszone zurückführen, während die der zweiten Gruppe sie irgendwie durch die ungleiche Beanspruchung der Perzeptionszone durch den Außenreiz zu erklären suchen.

A. Zur ersteren Gruppe gehören die einfacheren Annahmen, die aber sämtlich den großen Vorzug haben, daß sie die Reizleitung mit verhältnismäßig sehr einfachen Mitteln verständlich zu machen suchen, die uns in der Physiologie und physikalischen Chemie geläufig sind. Ihnen allen, wie sie sich im einzelnen auch unterscheiden mögen, ist folgende Grundvorstellung gemeinsam: Infolge ungleicher oder einseitiger Beanspruchung des Perzeptionsorganes durch den Außenreiz, die ja Voraussetzung jeder tropistischen Reizreaktion ist, wird irgend eine ungleiche Veränderung auf den verschiedenen Seiten des Perzeptionsorganes hervorgerufen, die am schnellsten und intensivsten auf der allein oder vorzugsweise gereizten Stelle erfolgt. Durch diesen asymmetrischen Ausgangspunkt der Veränderung ist auch die Möglichkeit zu irgend einer asymmetrischen Ausbreitung dieser Veränderung über die Perzeptionszone und schließlich über die Reaktionszone gegeben. Diese Ausbreitung entscheidet alsdann ihrerseits durch die ungleiche Beeinflussung, d. h. Reizung, der verschiedenen Seiten des Reaktionsorganes, entsprechend ihrem asymmetrischen Ausgangspunkt, über die Richtung der Krümmung.

Im einzelnen ist eine solche asymmetrisch fortschreitende Veränderung natürlich in recht verschiedener Weise denkbar; am einfachsten vielleicht „physikalisch-chemisch“ mit der Annahme von Diffusionsvorgängen, die sich von der direkt gereizten Stelle des Perzeptionsorganes in verschiedenen Richtungen ungleich schnell ausbreiten. Diese Erklärung hat verschiedentlich Czapek (1898, S. 218; 1902, S. 467), namentlich im Anschluß an seine Studien über die Beziehungen der Homogentisinsäurebildung zum tropistischen Reizprozesse, als möglich hingestellt. Zweitens könnte man sich denken, daß eine durch den Außenreiz am Reizorte ausgelöste Veränderung des Plasmas, mit anderen Worten, ein Erregungszustand, sich allmählich mittels der Plasmodesmen ungleich schnell in verschiedenen Richtungen über das Plasma der nicht direkt gereizten Teile ausbreitet. Weiter läßt sich vorstellen, daß dieser Erregungszustand überhaupt nur longitudinal, einseitig, in die Reaktionszone innerhalb des Plasmas geleitet wird, oder auch, daß die Unterschiede in der Intensität der Reaktion auf den verschiedenen Seiten der Perzeptionszone sich einfach geradlinig in die Reaktionszone fortsetzen. Auch wäre hier schließlich Wiesners Hypothese des Zugwachstums (zB. 1881, S. 68) zu gedenken, die freilich schon durch Rothert (1894, S. 141 ff.) in überzeugender Weise widerlegt wurde.

Alle diese und andere auf ähnliche Voraussetzungen aufgebaute Annahmen versagen nun für den Reizleitungsvorgang bei *Avena* und einigen anderen Gräsern vollständig, wie aus allen meinen Beobachtungen in ganz verschiedenartigen Versuchen direkt hervorgeht. Einmal nämlich ist eine normale phototropische Reizleitung noch unter Bedingungen möglich, welche die normale Ausbildung aller solcher Gegensätze in der Reaktionszone ausschließen, und zweitens bleibt eine „phototropische“ Krümmung aus, wenn man künstlich solche Gegensätze anomal herstellt. Beides ist durch eine quere Durchschneidung der vorderen (bezogen auf die Lichtquelle) Koleoptilhälfte oder einer seitlichen Hälfte, in exquisitestem Maße aber durch doppelte, auf entgegengesetzten Seiten gemachte Einschnitte bis über die Mitte erreichbar, von denen der obere vorn, der untere hinten oder beide seitlich orientiert sind. Käme für die Reizleitung eine der besprochenen Hypothesen in Betracht, so müßte man unbedingt fordern, daß die phototropische Reizkrümmung in ihrer Richtung von der Orien-

tierung der Einschnitte beeinflußt würde. Dies ist aber ganz und gar nicht der Fall. Auch müßte alsdann eine „phototropische" Krümmung in solchen Keimlingen erwartet werden, bei denen man die Spitze allseitig beleuchtet, eine allseitig gleichmäßige Reizleitung nach der Basis aber durch einen queren Einschnitt in die Koleoptile unmöglich macht; und zwar müßte die Krümmung nach jener Richtung erfolgen, wo die Brücke zwischen Spitze und Basis besteht. Schließlich wäre in den Versuchen, bei denen eine Reizleitung von beliebig orientierten Spitzenhälften in die unverwundete Basis statthat, zu fordern, daß die phototropische Krümmung von der Orientierung der Spitzenhälfte abhängig sei, nicht aber, daß sie, wie es doch tatsächlich der Fall ist, allein von der einseitigen Beanspruchung der Perzeptionszone durch den Außenreiz bestimmt wird. Daß diese Versuche zugleich alle diejenigen der erwähnten und zugleich einige der zur zweiten Hauptgruppe zu rechnenden Hypothesen ausschließen, die überhaupt nur mit einer geradlinigen Reizleitung operieren, braucht wohl eigentlich nicht besonders hervorgehoben zu werden. Tatsächlich lehren meine sämtlichen Versuche (nachdem bereits Rothert (1894, S. 64 ff.) gezeigt hatte, daß die Transmission unabhängig von den Gefäßbündeln im Grundgewebe erfolgen muß) nicht nur, daß eine Querleitung möglich ist, sondern auch, daß die Reiztransmission keineswegs verlangsamt wird, wenn man eine longitudinale Reizübermittelung verhindert, woraus man schließen muß, daß der Reiz sich ebenso gut in der Quer- wie in der Längsrichtung ausbreitet.

B. Durch den Nachweis, daß nach allen meinen Beobachtungen diejenige Grundvorstellung nicht richtig sein kann, die das Wesen der Reizübermittelung einfach in einer ungleichen Beanspruchung der verschiedenen Seiten der Reaktionszone sucht und die allen Hypothesen der ersten Hauptgruppe eigentümlich ist, erscheint das ganze Problem der Reizverkettung wesentlich komplizierter. Es bleibt nämlich nun die Annahme unabweisbar, daß die Reizleitung viel direkter schon irgendwie auf die ungleiche Beanspruchung der Perzeptionszone durch den Außenreiz zurückgeführt werden muß. Und damit tritt die Frage nach der Perzeption des phototropischen Reizes, die ja leider noch immer nicht gelöst ist, in den Kreis unseres Problems ein. So sehr dieser Umstand auch geeignet ist, eine Einsicht in die Reizverkettung zu erschweren, so könnte es doch sein, daß meine Beobachtungen es gestatten, auch die Frage nach der Perzeption irgendwie einzuengen.

Ausgangspunkt für alle die Hypothesen, die mit der eben präzisierten, zweiten Grundvorstellung die tropistische Reizleitung uns verständlich machen wollen, muß die Tatsache sein, daß die Reaktionszone unabhängig von der Richtung und von den Bahnen der Reiztransmission Kunde davon erhält, in welcher Richtung sie sich krümmen soll. Wenn nun die Bestimmung über die Richtung der Krümmung des Reaktionsorganes ein für alle Mal schon in der Perzeptionszone festgelegt ist, unabhängig von irgend welchen Bahnen der Reizleitung, so müssen ganz besondere Beziehungen zwischen dem Reizleitungsvorgange und der Perzeptionszone oder dem Perzeptionsvorgang — im weitesten Sinne des Wortes — angenommen werden, die nun aufzusuchen und auf ihre Richtigkeit an der Hand meiner Beobachtungen zu prüfen sind.

Faßt man das Wesen eines jeden tropistischen Reizvorganges ins Auge: die so überaus seltsame Bestimmung der Krümmungsrichtung eines parallelotropen Organes durch den Außenreiz, so ergeben sich zwei Untergruppen von Möglichkeiten, die zur Diskussion stehen. Ihr charakteristischer Unterschied beruht darauf, daß man bei der ersteren, um es kurz auszudrücken, eine polare Struktur in das perzipierende Organ hineinlegt, bei der anderen einen solchen Gegensatz durch den Außenreiz erst induziert werden läßt, und zwar entweder auf den verschiedenen Seiten des Organes oder in seinen Einzelzellen.

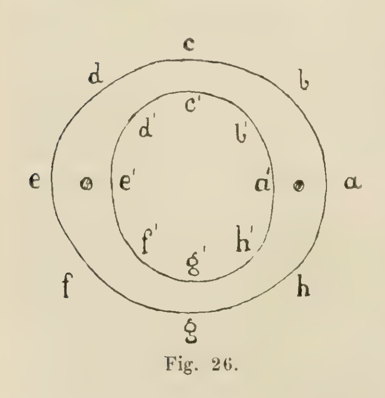


Fig. 26.

a) Ich wende mich der ersteren Untergruppe von Vorstellungen zu. Es genügen, wie früher, einige Beispiele, um die Richtigkeit der ganzen Gruppe zu beurteilen. Die einfachste Hypothese wäre wohl die folgende: In der Perzeptionszone sind die Zellen des Umfanges a, b, c, d usw. (vgl. Fig. 26), jede in anderer Weise, auf das Licht „abgestimmt.“ Fällt das Licht allein oder vorzugsweise auf die Zelle a, so wird der Reizzustand der ganzen Perzeptionszone und der Reaktionszone durch Ausbreitung des Erregungszustandes α von der Zelle a ein anderer, wie wenn das Licht auf die Zelle b oder c fällt. Die Reaktionszone ihrerseits ist so abgestimmt, daß sie, bei positiv tropistischer Befähigung, sich nach a krümmt,

wenn sie, durch Ausbreitung der Erregungen, in den Reizzustand α, nach b, wenn sie in den Reizzustand β versetzt wird usw. Diese Annahme, die, als richtig erwiesen, mit einem Schlage den Streit um die Bedeutung der Strahlenrichtung und der Intensitätsunterschiede des Lichtes für die Perzeption als nichtig aus der Welt schaffen würde, findet nun aber in meinen Beobachtungen keinerlei Stütze. Ich zeigte ja, daß nach Halbierung der Spitze sich die hintere Hälfte noch immer nach dem Lichte hin krümmt und daß von ihr aus durch Reizleitung auch noch eine phototropische Krümmung der unverletzten Basis nach dem Lichte hin ausgelöst werden kann. Dieser Hälfte fehlen aber die Zellen a, b, h usw. vollständig. Käme es also nur auf die verschiedene „Stimmung" der peripheren Zellen an, so müßte sich die hintere Hälfte vom Lichte wegkrümmen und auch eine negativ phototropische Krümmung in der Basis durch Reizleitung auslösen. Man könnte nun versucht sein, sich aus dieser Schwierigkeit durch die weitere Annahme herauszuhelfen, die den Zellen der äußeren Oberfläche a, b, c usw. der hohlzylindrischen Koleoptile zugeordneten Zellen der inneren Oberfläche a′, b′, c′ usw. seien für Belichtung genau entgegengesetzt abgestimmt, so, daß bei Belichtung die Zellen a und e′ in den gleichen Reizzustand α und die Zellen a′ und e ebenfalls in den gleichen, aber zu α entgegengesetzten, Reizzustand ε versetzt würden. Entscheidend für die Richtung der Krümmung müßte dann der Umstand sein, daß in Abhängigkeit von der Beleuchtungsrichtung der eine Reizzustand (α oder ε) intensiver sein wird als der andere. Aber selbst mit dieser, übrigens recht unwahrscheinlichen und gekünstelten Hilfshypothese, die zudem auf andere, nicht hohle Organe gar nicht übertragen werden könnte, würden die Tatsachen ganz unverständlich bleiben, daß gevierteilte Spitzen, wie die Teilstücke auch gegenüber dem Lichte orientiert sein mögen, sich normal nach dem Lichte hin krümmen, daß nach Spaltung der Spitze parallel zur Richtung der Lichtstrahlen doppelseitige Beleuchtung der einen Hälfte keine phototropische Krümmung, wohl aber einseitige Beleuchtung eine phototropische Reaktion von ganz normaler Richtung in der verdunkelten Basis auslöst und daß diese Hälfte selbst sich normal phototropisch krümmt.

Diese Erwägungen zwingen zu dem Schlusse: Die Annahme polarer, im Bau der Organe begründeter Verschiedenheiten der verschiedenen Seiten des Perzeptionsorganes kann die Beziehungen zwischen der Angriffsrichtung des

Reizes und der Richtung der Reizreaktion nicht verständlich machen, wie diese Annahme im einzelnen auch formuliert werden mag.

Ebenso wenig aber, wie durch Annahme solcher fester, polarer Gegensätze der verschiedenen Seiten des Organes die phototropischen Vorgänge verstanden werden können, ebenso wenig ist dies der Fall, wenn man innerhalb einer jeden Zelle der Peripherie ein polar gebautes Perzeptionsorgan, etwa ähnlich den von Haberlandt (1905) für Laubblätter postulierten „Linsen"-apparaten, annehmen wollte. Genau dieselben Tatsachen, die zur Ablehnung der vorigen Hypothese zwangen, sind es, die einer solchen Annahme unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg stellen.

b) So nötigen einen also alle meine Beobachtungen zu der Vorstellung, daß durch den phototropischen Reizanlaß irgendwie ein „polarer Gegensatz" in querer Richtung im Perzeptionsorgan erst geschaffen wird, der nur abhängig ist von der Angriffsrichtung des Lichtes, nicht aber vom Bau des Perzeptionsorgans, eine Vorstellung, auf die ich schon früher als eine Möglichkeit hingewiesen habe (1903, S. 620). Wie ein solcher Gegensatz bei oder nach der Perzeption zustande kommen könnte, soll zunächst unerörtert bleiben, da uns ja jede Einsicht in den Vorgang der Lichtperzeption völlig fehlt. Vielmehr will ich mich zuerst einmal der Frage zuwenden, zwischen welchen Teilen des Perzeptionsorganes diese „Polarität" hergestellt werden muß. Sie kann jedenfalls nicht schlechthin zwischen belichteter und nicht belichteter Hälfte der Perzeptionszone ausgebildet werden und zwar deshalb, weil erstens jede Hälfte für sich phototropisch perzeptions- und krümmungsfähig ist und bei einseitiger Beleuchtung Anlaß zu einer normalen Reizleitung in die Basis geben kann und weil zweitens allseitig gleiche Beleuchtung der einen, Verdunkelung der anderen Spitzenhälfte keine Krümmung in der unverletzten, aber verdunkelten Basis nach der Seite der beleuchteten Spitzenhälfte hin auslöst. Zudem würde mit dieser Annahme eine Vorstellung der Reizverkettung überhaupt nur dann möglich, wenn der Reiz auf geradlinigen Bahnen von der Perzeptionszone den verschiedenen Teilen der Reaktionszone zugeführt würde, was aber eben nicht der Fall ist. Diese Tatsache, daß der phototropische Reiz auch um die Ecke geleitet werden kann, lehrt zusammen mit den bisherigen Überlegungen gleichzeitig, daß ein Reizfelder-„Hyposchema" des phototropischen Perzeptionsapparates, das den Reizfeldern für die

geotropische Reizaufnahme von Noll nachgebildet ist, weder die phototropische Perzeption noch die Reiztransmission verständlich machen kann (vgl. dazu auch Fitting 1903, S. 617 ff.; S. 620 Anm. 1). Damit verliert dieses Schema auch für den Phototropismus seine Bedeutung.

Der polare Gegensatz muß vielmehr in einem jeden Längsstreifen der Spitze, der überhaupt noch phototropisch reagiert — und dies ist, wie ich gezeigt habe, noch bei solchen Streifen der Fall, die weniger breit als der vierte Teil des Umfanges der Spitze sind! —, ausgebildet werden und zwar in gleicher Weise, mag nun der Streifen die normale Außenseite oder die Innenseite gegen das Licht hin wenden oder seitlich zum Lichte orientiert sein. Da außerdem ein Teil der Spitze — eine Hälfte oder etwas weniger als die Hälfte — genügt, um nach einseitiger Beleuchtung noch eine ausgesprochene Krümmung in der verdunkelten Basis durch Reiztransmission auszulösen, so hat die Frage, die ich früher bei einer Kritik des erwähnten Reizfeldhyposchemas (1903, S. 619) als berechtigt hinstellte, ihre Bestätigung gefunden, die Frage nämlich, ob nicht ebenso wie für den haptotropischen, so auch für den phototropischen Reiz „durch Reizung einer einzigen oder weniger Zellen, soweit sie in der Perzeptionszone liegen, und durch Reizfortpflanzung von ihnen in einem vielzelligen Organ schon die Bedingungen geschaffen werden können, um einen gewissen Krümmungsvorgang auszulösen.“ Freilich war bei Stellung dieser Frage damals nur an unverwundete Objekte gedacht worden.

Es empfiehlt sich nun, zunächst einmal zusammenzufassen, um die weiteren Fragestellungen zu klären. Versucht man auf Grund aller meiner Beobachtungen und im Anschlusse an meine bisherigen theoretischen Überlegungen sowie an die geläufigen, allgemeinen Anschauungen der Reizphysiologie den Ablauf des phototropischen Reizprozesses in der spitzenwärts einseitig beleuchteten Koleoptile von *Avena* so zu erklären, daß die zur Beschreibung gewählten Bilder unter keinen Umständen in Widerspruch mit irgend welchen Tatsachen geraten, so läßt sich dies nur so tun, daß man sagt: Durch die einseitige Beleuchtung wird in allen Teilen, wahrscheinlich in allen Zellen, des Perzeptionsorganes während oder infolge des Perzeptionsvorganges ein „polarer Gegensatz“ geschaffen. Je nach der, allein vom Lichte abhängigen, Lage der Pole wird die „Reizstimmung“ der Perzeptionszone und durch

eine geradlinige oder quere Fortleitung, die ganz unabhängig ist von der Lage der Bahnen, auch die Stimmung der Reaktionszone verschieden. Die Stimmung entscheidet über die Richtung der Krümmung.

Man sieht sofort, wie unvollkommen diese Erklärung noch ist, da sie uns nur vor neue Probleme stellt. Macht sie uns doch weder die Induktion des polaren Gegensatzes noch diesen Gegensatz selbst noch schließlich die Reizverkettung mit Hilfe von anschaulichen Bildern irgendwie vorstellbar. Und doch muß sie den Ausgangspunkt jeder weiteren experimentellen Analyse bilden, vorausgesetzt, daß meine Beobachtungen als einwandfrei betrachtet werden können, woran zu zweifeln in Anbetracht der zahlreichen Kontrollversuche und der sehr ausgesprochenen Krümmungen der Versuchsobjekte wohl keinerlei Grund vorliegt. Es fragt sich also, ob nicht mit den ermittelten Tatsachen ein tieferes Eindringen, wenigstens in eines dieser Probleme, möglich ist. Ich wende mich zunächst wieder dem der Reizverkettung zwischen Perzeptions- und Reaktionszone zu. Will man dieses Problem noch weiter analysieren, so muß man unbedingt von folgenden Tatsachen ausgehen: 1. Die von der Angriffsrichtung des Außenreizes abhängige Verschiedenheit des polaren Gegensatzes in den einzelnen Teilen der Perzeptionszone schreibt der Reaktionszone die Richtung der Krümmung vor. 2. Dieser Befehl kann ebenso gut geradlinig wie „um die Ecke“ herum (wenn jede geradlinige Verbindung fehlt), ebenso gut im ganzen Umfange des Organes wie einem kleinen Teil desselben übermittelt werden, ohne daß dadurch die Krümmung der Reaktionszone ihre gesetzmäßige Beziehung zur Angriffsrichtung des äußeren Reizanlasses verliert. 3. Ist der Reiz gezwungen, quere Bahnen zu benutzen, so ist es gleichgültig, ob er sich streckenweise von vorn nach hinten oder von hinten nach vorn ausbreitet. 4. Auch in der Reaktionszone kann der Lichtreiz perzipiert und dadurch der polare Gegensatz in allen Teilen ausgebildet werden. 5. Die Beobachtungen, die ich im Abschnitt VI mitgeteilt habe, sprechen durchaus dafür, daß die Transmission des Impulses nur mit aktiver Beteiligung der lebenden Substanz möglich ist. Darauf weist auch die schon von Rothert (1894 S. 62 ff.) ermittelte und von mir bestätigte Tatsache hin, daß sich der phototropische Reiz nur basipetal, aber nicht basifugal ausbreitet. 6. Diffusionsvorgänge können unter keinen Umständen das Wesentliche der Reizleitung sein[1]).

---

1) Schon deshalb bleibt auch die Bedeutung der „Homogentisinsäure“bildung für die Reizleitung ganz unklar.

Unter Berücksichtigung aller dieser Tatsachen lassen sich nun, soweit ich sehe, überhaupt nur ganz wenige Vorstellungen über die Reizverkettung bilden, die weiterhin auf ihre Richtigkeit und Zweckmäßigkeit zu prüfen sind. Einmal nämlich könnte man folgende Hypothese aufstellen: Je nach der Richtung der Pole des in den verschiedenen Zellen zur Ausbildung gelangenden, polaren Gegensatzes kommt jeweils im Perzeptionsorgan ein qualitativ verschiedener, aber einheitlicher apolarer Erregungszustand (zB. α, wenn das Licht aus Richtung a; β, wenn es aus Richtung b auf das Perzeptionsorgan einfällt, usw.) zur Ausbildung. Dieser apolare Erregungszustand breitet sich mittels der Plasmaverbindungen auf lebenden Bahnen auch über das Plasma der Reaktionszone aus. Die Reaktionszone ist in ihren physiologischen Eigenschaften, etwa durch Anpassung, polar so abgestimmt, daß sie sich durch Wachstum nach Richtung a krümmt, wenn sie in den Erregungszustand α, aber nach b krümmt, wenn sie in den Zustand β versetzt worden ist. Durch Tatsachen widerlegen läßt sich eine solche Annahme, glaube ich, zurzeit nicht. Und doch wird sie schwerlich als zweckmäßig erscheinen. Wenn man auch zugeben muß, daß das Perzeptionsorgan möglicherweise nach Ausbildung des polaren Gegensatzes auch noch unter dem Einfluß dieses Gegensatzes in einen einheitlichen apolaren Erregungszustand versetzt werden kann, so ist doch nicht recht einzusehen, warum nicht der supponierte Gegensatz sich schon als solcher in die Reaktionszone auf lebenden Bahnen sollte ausbreiten können, und dies um so weniger, als man bei einer Analyse der Ausbildung dieses Gegensatzes über alle Teile des Perzeptionsorganes wohl ebenfalls kaum ohne eine solche Annahme einer Ausbreitung wird auskommen können. Weiter haben wir gar keinen Anhaltspunkt oder Grund für die Annahme, die Reaktionszone, die man bisher allgemein in ihren physiologischen Eigenschaften als radiär symmetrisch ansah, sei derartig polar gebaut, daß sie die zahlreichen, nach der Angriffsrichtung des äußeren Reizanlasses verschiedenen apolaren Erregungszustände sollte unterscheiden und auf jeden von ihnen mit einer anders gerichteten und noch dazu in ihrer Richtung von dem Außenreiz streng abhängigen Krümmung antworten können. Zudem kennen wir kein einziges Beispiel dafür, daß ein Pflanzenorgan, in verschiedene apolare Erregungszustände versetzt, Krümmungen ausführte, die so mannigfach gerichtet wären, daß man sie den tropistischen Reaktionen vergleichen könnte. Man sieht, die ganze Hypothese ist zu kompliziert und

bedarf zu vieler, wenig wahrscheinlicher Hilfsannahmen, um sie als wahrscheinlich oder als zweckmäßig erscheinen zu lassen.

Neben ihr scheint mir bei unserem heutigen Wissen nur noch eine Vorstellung über die Reizverkettung unter Berücksichtigung aller Tatsachen möglich, die wegen ihrer relativen Einfachheit in Zukunft besondere Beachtung verdient. Sie nimmt an, daß der polare Gegensatz, der in allen Teilen (Zellen) des Perzeptionsorganes durch den Außenreiz induziert wird, sich auf lebenden Bahnen in die physiologisch radiär symmetrische, in seitlicher Richtung apolar gebaute Reaktionszone so ausbreitet, daß auch in ihr ebenso wie in den Zellen der Reizleitungsbahnen alle Teile in gleicher Weise „polarisiert“ werden. Dadurch wird die Reaktionszone zu einer Krümmung veranlaßt, die abgesehen vom Vorzeichen (positiv oder negativ) durch die indirekt vom Außenreiz abhängige Richtung dieses polaren Gegensatzes streng bestimmt und so lange verstärkt wird, bis diese „Polarität“ nach Möglichkeit wieder beseitigt ist. Auch diese Hypothese ist leider zur Zeit nicht durch Tatsachen verifizierbar. Außerdem sehe ich keinen Weg, wie man sie auf ihre Richtigkeit prüfen könnte. So plausibel sie auch, eben wegen ihrer Einfachheit, ist und so sehr sie auch geeignet erscheint, den Vorgang der phototropischen Reizverkettung nach sämtlichen beobachteten Tatsachen so zu erklären, daß die Erklärung mit keiner dieser Tatsachen in Widerspruch steht, so sehr bin ich mir doch bewußt, daß auch sie mit manchen Schwierigkeiten zu kämpfen hat. Namentlich entstehen solche, wenn man sich die Ausbreitung des Reizes verständlich zu machen sucht. Da der polare Gegensatz in allen Teilen der Perzeptionszone, wie ich oben zeigte, ausgebildet werden muß und da der Reiz sich nach meinen Beobachtungen gleich gut nach allen Richtungen, von vorn nach hinten, von hinten nach vorn und seitlich, fortpflanzt, so würde man nicht umhin können, anzunehmen, die Polarität werde in jeder Zelle induziert und breite sich von Zelle zu Zelle so aus, daß jede gereizte Zelle die benachbarte ungereizte zwingt, sich ebenso zu polarisieren, mag sie nun seitlich neben, vor oder hinter der anderen liegen. Wie dies möglich wäre, entzieht sich vorläufig jeder Vorstellung, namentlich deshalb, weil die Zellen weder im Querschnitt noch im Längsschnitt des Gewebes, selbst nicht in der Epidermis, wie die Felder eines Schachbrettes aneinander grenzen. Außerdem ist bisher weder in der Physik noch in der physikalischen Chemie

irgend ein Vorgang bekannt geworden, der auch nur im entferntesten mit der Ausbreitung einer solchen Polarität unter Erhaltung der Richtung der Pole verglichen werden könnte. Man könnte am ehesten versucht sein, die magnetischen Erscheinungen zum Vergleiche herbeizuziehen. Doch liegen die Verhältnisse hier völlig anders. Auch läßt sich zurzeit keine Versuchsanordnung ersinnen, mittels deren sich ähnliches würde nachweisen lassen. Selbstverständlich aber schließt dies die Möglichkeit nicht aus, daß etwas derartiges in dem komplizierten plasmatischen Systeme vorkommt. Nur wird es vorläufig zwecklos sein, im einzelnen weiter darüber nachzudenken, in welcher Weise eine solche Ausbreitung eines polaren Gegensatzes denkbar wäre und ob man, um sie mit Rücksicht auf die Anordnung der Zellen im Gewebe verständlich zu machen, den Gegensatz schlechthin in der Zelle oder, was wahrscheinlicher, für diskrete Plasmateilchen innerhalb des Zellplasmas annehmen müßte.

Aus denselben Gründen läßt sich auch über die Induktion dieses supponierten polaren Gegensatzes in der Perzeptionszone keinerlei anschauliches Bild gewinnen. Wir können nicht sagen, ob sie schon während des eigentlichen Perzeptionsvorganges erfolgt oder ob sie erst in späteren Gliedern des ganzen Reizprozesses, vielleicht bei der Vorbereitung der bekanntlich auch schon in der Perzeptionszone ablaufenden Krümmungsreaktion zur Ausbildung gelangt. Man könnte ja daran denken, daß vielleicht das Plasma einer jeden Zelle sich unter dem Einflusse des Außenreizes irgendwie verschiebt und daß diese Verschiebung das Plasma der benachbarten, nicht direkt vom Lichte gereizten Zellen zu der gleichen Verschiebung veranlaßt. Sorgfältige zytologische Untersuchung phototropisch gereizter und nicht gereizter Koleoptilen läßt aber nach ganz verschiedenartiger Fixierung nicht die allergeringste Differenz in den Zellen erkennen. Auch habe ich, selbst bei Anwendung der Fixierungs- und Färbungsmethoden von Němec (1901 a), niemals fibrilläre Strukturen in den Zellen gefunden.

Schließlich wird bei Annahme jener Hypothese keineswegs eine Anschauung darüber gewonnen, in welcher Weise eine durch die Reizleitung bedingte Polarisation der Reaktionszone die Krümmungsbewegung nach sich zieht. Das ist übrigens kein Nachteil, der dieser Vorstellung eigentümlich ist. Er haftet, wie man leicht sieht, auch jeder anderen Hypothese an.

Jedenfalls aber weist meine Analyse des Reizleitungsvorganges mit Bestimmtheit darauf hin, daß wir es bei den tropistischen Reiztransmissionen mit einer ganz besonderen Gruppe duktorischer Vorgänge zu tun haben, die weder mit den bisher eingehender untersuchten Reizleitungsprozessen der Tiere noch mit irgend welchen anderen Transmissionen der Pflanzen verglichen werden kann. —

Nachdem nun durch meine Untersuchung das ganze Problem des phototropischen Reizvorganges in gewisser Richtung eine Weiterbildung erfahren hat, tritt von neuem die Frage nach dem Zustandekommen der „phototropischen Lichtperzeption“ in den Vordergrund. Leider erlauben meine Beobachtungen nicht, diese Frage wesentlich zu fördern. Beachtenswert ist in dieser Hinsicht wohl nur die Tatsache, daß der von einer allseitig beleuchteten Koleoptilspitze oder -spitzenhälfte einseitig zur Basis geleitete Erregungszustand mit der nicht erregten Hälfte der Basis nicht so verglichen werden kann, daß sich die verdunkelte Basis in bestimmtem Sinne, nämlich nach der erregten Seite hin, krümmt, obwohl doch die Basis zur Lichtperzeption wohl befähigt ist. Diese Tatsache läßt nämlich fast vermuten, daß auch innerhalb der Koleoptilspitze eine solche Vergleichung nicht möglich ist[1]). Wäre dem so, dann müßte also eine unverwundete Spitze, deren eine (seitlich zum Lichteinfall orientierte) Hälfte verdunkelt, deren andere Hälfte einseitig beleuchtet wird, sich genau nach der Lichtquelle hin und nicht, wie man wohl annehmen könnte, seitlich zur Strahlenrichtung krümmen. Ich habe oftmals versucht, solche Versuchsbedingungen herzustellen. Es gelang aber niemals, die Methodik einwandfrei zu gestalten[2]) und exakte Ergebnisse zu erzielen. Ehe dies erreicht ist, hat es keinen Zweck, weitere Folgerungen zu ziehen.

Auch drängt sich nun, nachdem ich wahrscheinlich gemacht habe, daß die Besonderheit der Schaffung eines polaren Gegensatzes charakteristisch sein muß für den phototropischen Reizvorgang, die Frage auf, ob „phototropische Lichtperzeption“ und Lichtperzeption schlechthin stets verknüpft sind oder ob nicht eine Licht-

---

1) Vielleicht muß aber die Vergleichung schon in früheren Gliedern des Reizprozesses erfolgen.

2) Das ist auch der Grund, weshalb die Ergebnisse solcher Versuche, die Ch. Darwin (1881, S. 398ff.; S. 407ff.) mit Keimlingen von *Phalaris canariensis* erhielt, nicht als eindeutig angesehen werden können.

perzeption, zB. verbunden mit Hemmung des Wachstums, auch noch in denjenigen Zellen möglich ist, die nicht zur phototropischen Lichtperzeption befähigt sind; und zwar drängt sich diese Frage hier von ganz anderen Gesichtspunkten auf, als denen, die mich an anderer Stelle (Fitting 1905, S. 759ff.) auf sie gebracht hatten. Möglicherweise, ja wahrscheinlicherweise, beruht ja die Lokalisation der phototropischen Empfindlichkeit in der Keimlingsspitze der Gräser nur darauf, daß allein oder vorzugsweise in ihr, anschließend an die elementare Lichtperzeption, der zur Auslösung der phototropischen Reizreaktion nötige „polare Gegensatz“ [1]) geschaffen werden kann. Über Versuche in dieser Richtung, die zum Abschlusse gelangt sind, werde ich später berichten. —

Es wäre wünschenswert gewesen, meine phototropischen Versuche mit *Avena* in ganzem Umfange auch an anderen Objekten und für andere Tropismen zu wiederholen, um ein sicheres Urteil darüber zu gewinnen, ob die von mir versuchte Analyse des Reizvorganges und der Reiztransmission nur für wenige Objekte oder für alle tropistischen Reizvorgänge zutrifft. Aber auch ohne dies sprechen meine wenigen Versuche mit anderen phototropisch empfindlichen Graskeimlingen (Roggen, Weizen) und mit traumatropischen Wurzelspitzen, bei denen der tropistische Reiz wie bei *Avena* „um die Ecke“ geleitet werden kann, dafür, daß meine Analyse zum mindesten für den Phototropismus und den Traumatropismus parallelotroper Organe gültig ist. Da aus meinen Untersuchungen deutlich hervorgeht, daß die schädigende Wirkung, die der Wundreiz fast stets auf den Ablauf der Reizvorgänge ausübt, nicht für alles Plasma charakteristisch ist und daß es Pflanzenteile gibt, bei denen sie sich überhaupt kaum bemerkbar macht, so ist die Hoffnung nicht unberechtigt, daß gelegentlich noch andere, für solche Untersuchungen gut geeignete Objekte gefunden werden. Ob die Analyse der phototropischen Reizleitung, die manchmal von der plagiotropen Laubblattspreite zum Blattstiele hin besteht, zu ähnlichen Resultaten führen wird, läßt sich ebenfalls vorläufig nicht entscheiden. Gleichwohl halte ich es für sehr wahrscheinlich.

Schließt man sich der Auffassung an, die sich mir für den tropistischen Reizvorgang bei kritischer Berücksichtigung aller Tatsachen, ich möchte fast sagen, aufgedrängt hat, so werden einem

1) Vielleicht ist schon dieser „polare Gegensatz“ für alle Tropismen gleich!

auch die interessanten Analogien nicht entgehen, die sich alsdann, fast von selbst, zwischen den tropistischen Reizprozessen und anderen Vorgängen, wie zB. der Induktion einer Polarität oder einer vorübergehenden oder bleibenden Dorsiventralität durch die einseitige Wirkung von Außenbedingungen, Schwerkraft oder Licht, sowie zwischen der tropistischen Reizübermittelung und der Induktion der Dorsiventralität im Scheitelmeristem unter dem Einflusse des älteren, dorsiventral induzierten Zellgewebes ergeben. Ob es sich dabei, wie ich vermute, um mehr als eine Analogie, um eine tiefere Ähnlichkeit im Ablaufe einiger Glieder aller dieser Reizprozesse handelt, diese Frage will ich hier nicht diskutieren.

Wenn man bestrebt ist, die Lebensvorgänge in ihre physikalisch-chemischen Komponenten zu zerlegen, so folgt man nur einem berechtigten Prinzip. Nur gibt man sich heutzutage in weiten biologischen Kreisen wieder mehr denn seit langer Zeit der Ansicht hin, dies sei oft verhältnismäßig leicht und für viele Lebensvorgänge schon mit unseren jetzigen physikalisch-chemischen Kenntnissen erreichbar, indem man die vitalen Vorgänge für so einfach hält, wie sie vielfach zu sein scheinen, oder indem man sie sich einfacher vorzustellen sucht, als sie es wirklich sind. So läßt sich nicht ohne Berechtigung einem Neovitalismus ein Neomechanismus zur Seite stellen. Mein Versuch einer Analyse des phototropischen Reizvorganges erscheint mir auch deshalb lehrreich, weil er uns wieder einmal bei einem Vorgange, dessen Erklärung zunächst bei unbefangener Beurteilung so leicht möglich erscheinen könnte, auf die ungeheure Kompliziertheit der „vitalen" Prozesse aufmerksam macht, die vorläufig jeder tieferen Einsicht spottet, weil wir das plasmatische System mit seinen physikalisch-chemischen Bedingungen überhaupt noch nicht kennen. Dies bedeutet wohl eine genügende Mahnung zur Vorsicht bei allen Versuchen, die gemacht werden, um „vitale" Vorgänge schon jetzt unter Heranziehung analoger physikalisch-chemischer Prozesse erklären zu wollen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Eine einseitige Verwundung der Koleoptilen von *Avena* durch einen queren Einschnitt hat bei vielen Keimlingen zunächst eine geringe, von der Wundstelle weg gerichtete Krümmung zur Folge,

die nach einigen Stunden in eine schwache, entgegengerichtete Krümmung umschlägt.

Dagegen wird bei den Koleoptilen des Hafers, des Weizens, des Roggens und der Gerste weder das Wachstum noch auch die phototropische Empfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit, wie schon Rothert fand, wesentlich beeinflußt, wenn man die Koleoptilen durch einen oder zwei einander opponierte Quereinschnitte verwundet oder die Spitzen der Koleptilen bis zu 1 cm Länge spaltet.

Ebenso wenig wird die phototropische Reizleitung von der Spitze zur Basis aufgehoben, wenn man einen ganz beliebig orientierten queren Einschnitt durch die Hälfte bis drei Viertel des Koleoptilumfanges macht oder wenn man überhaupt jede geradlinige Verbindung zwischen der Perzeptions- und der basalen Reaktionszone durch doppelseitige quere Einschnitte je bis über die Mitte des Kotyledo unterbricht.

Auch wird durch solche Verwundungen vorübergehend oder dauernd weder die Intensität der phototropischen Reiztransmission wesentlich geschwächt noch ihre Geschwindigkeit herabgesetzt. Der Einfluß der einseitig beleuchteten Spitze auf die Basis bleibt trotz des Einschnittes durch die Hälfte des Koleoptilumfanges so groß, daß sich die Basis auch dann in gleicher Richtung wie die Spitze krümmt, wenn sie von entgegengesetzter Seite einseitig beleuchtet wird.

Ja selbst in solchen Koleoptilen wird der Reiz noch nach der Basis geleitet, aus denen man in der Mitte zwischen der Basis und der Spitze ein Stück von der Länge und der Breite ihres halben Umfanges herausgeschnitten hat.

Alle diese Ergebnisse meiner Versuche sind, wie besondere Kontrollversuche lehren, eindeutig. Die Reizleitung läßt sich auch indirekt auf verschiedene Weise einwandfrei nachweisen.

Aus diesen und anderen, in meiner Arbeit mitgeteilten Tatsachen muß man folgern:

Die schädigende Wirkung, die der Wundreiz auf den Ablauf der Reizvorgänge ausübt, ist nicht für alles Plasma charakteristisch. Es gibt Pflanzenteile, bei denen sie sich überhaupt kaum bemerkbar macht.

Diffusionsvorgänge, die über die Wunde erfolgen, oder der Plasmakontakt an den Wundrändern können für das Fortbestehen der Reizleitung nach der Verwundung nicht in Betracht kommen.

Der phototropische Reiz breitet sich demnach ebenso leicht in der Querrichtung wie in der Längsrichtung der Koleoptilen aus.

Welche Bahnen einzuschlagen man auch die Reizleitung zwingt, die phototropische Krümmung ist stets ganz allein abhängig von der einseitigen Inanspruchnahme des Perzeptionsorganes durch den Außenreiz.

Da ferner allseitige Beleuchtung der Spitze keinen Anlaß zu „phototropischen“ Krümmungen der verdunkelten Basis gibt, wenn man durch einen queren Einschnitt den allseitigen Zusammenhang der Spitze mit der Basis aufhebt, so kann die phototropische Krümmung der Basis nicht einfach durch den Gegensatz einer erregten und einer nicht erregten Hälfte der Reaktionszone ausgelöst werden. —

Auch die einzelnen Teile halbierter oder gevierteilter Koleoptilspitzen des Hafers, des Weizens, des Roggens und der Gerste krümmen sich noch ausgesprochen phototropisch, wie auch diese Teile zum Lichteinfall orientiert sein mögen; vorausgesetzt, daß sie ein kleines Stückchen der Spitze besitzen.

Die phototropische Reizleitung findet fast ebenso leicht von der gespaltenen wie von der unverwundeten Koleoptilspitze aus in die verdunkelte Basis statt.

Sie erfolgt auch dann noch, wenn man nur die eine Spitzenhälfte beleuchtet, gleichgültig wie sie zum Lichteinfall orientiert ist. Die phototropische Krümmung der Basis ist auch in diesem Falle nach der Lichtquelle hin gerichtet.

Dagegen macht sich keine Krümmung nach der belichteten Spitzenhälfte hin geltend; auch nicht, wenn man die Spitzenhälfte nicht einseitig, sondern allseitig beleuchtet.

Machen schon die bisherigen Ergebnisse meiner Untersuchungen es sehr wahrscheinlich, daß die phototropische Reizleitung nur durch die lebende Substanz vermittelt werden kann, so wird dieser Schluß noch unabweislicher, wenn man den Einfluß von Außenbedingungen auf die phototropische Transmission studiert. Dies war nach Ausarbeitung einer brauchbaren Methode möglich. Die phototropische Reizleitung wird durchschnittlich völlig gehemmt, wenn man eine Strecke der Reizleitungsbahn auf etwa 39° bis 41° erwärmt, schon geschwächt in Temperaturen von 37° an, während die Tötungstemperatur der Koleoptile etwa 43° beträgt. Die Reizleitungsvorgänge unterliegen also der Wärmestarre! In gleicher Weise werden sie durch Kochsalz-, Kalisalpeterlösungen, Äthylalkohol und Chloroform gehemmt.

Die Reizleitung des traumatotropen Reizes in der Wurzelspitze scheint ganz ähnlichen Bedingungen unterworfen zu sein wie die des phototropischen Reizes in den Graskoleoptilen. Dafür spricht eine Gruppe von Versuchen, bei der eine traumatotrope Reizkrümmung auch dann erfolgte, als eine Reizleitung infolge eines queren Einschnittes nur in derjenigen Wurzelhälfte möglich war, die der gereizten Stelle opponiert ist. Leider erwiesen sich die untersuchten Wurzeln (von *Faba*, *Phaseolus*, *Lupinus*) gegen Verwundungen so empfindlich, daß sie zu anderen Versuchen sich nicht verwenden ließen. Zudem ist bei diesen Wurzeln das traumatotropische Perzeptionsvermögen nicht auf die Spitze beschränkt: auch die Streckungszone ist empfindlich.

Meine Untersuchungen erlauben es, das Problem der tropistischen Reizverkettung ziemlich weit einzuengen.

Die Beeinflussung der Reaktionszone durch „Fernewirkung des Außenreizes" kann nicht auf eine ungleiche Reizung der verschiedenen Seiten der Reaktionszone zurückgeführt werden. Einmal nämlich ist eine normale phototropische Reizleitung noch unter Bedingungen möglich, welche die normale Ausbildung aller solcher Gegensätze in der Reaktionszone ausschließen, und zweitens bleibt eine „phototropische" Krümmung aus, wenn man künstlich solche Gegensätze anomal herstellt.

Vielmehr muß schon die ungleiche Beanspruchung der Perzeptionszone durch den Außenreiz für die Reizleitung entscheidend sein.

Die Besonderheiten der phototropischen Reizleitung, wie sie sich aus meinen Untersuchungen ergeben, werden nicht verständlich, wenn man in dem perzipierenden Organ eine feste polare Struktur voraussetzt: Weder die Annahme polarer, im Bau der Organe begründeter Verschiedenheiten der verschiedenen Seiten der Perzeptionszone, noch die Annahme eines polar gebauten Perzeptionsorgans innerhalb einer jeden Zelle der Peripherie der Perzeptionszone erklärt die Beziehungen zwischen der Angriffsrichtung des Reizes und der Richtung der Reizreaktion in einwandfreier Weise.

Alle meine Beobachtungen zwingen einem die Hypothese auf, daß durch den phototropischen Reizanlaß irgend ein polarer Gegensatz in der Perzeptionszone erst geschaffen wird. Gleichzeitig lehren sie, daß dieser Gegensatz nicht schlechthin zwischen der

belichteten und der nicht belichteten Hälfte dieser Zone ausgebildet werden kann, daß er vielmehr in allen Zellen entstehen muß.

Will man nach den bisherigen Überlegungen den phototropischen Reizvorgang widerspruchslos beschreiben, so muß man etwa sagen: Durch die einseitige Beleuchtung wird in allen Teilen, wahrscheinlich in allen Zellen der Perzeptionszone während oder infolge des Perzeptionsvorganges ein „polarer Gegensatz“ geschaffen. Je nach der, allein vom Lichte abhängigen Lage der Pole wird die „Reizstimmung“ der Perzeptionszone und durch eine geradlinige oder quere Fortleitung, die ganz unabhängig ist von der Lage der Bahnen, auch die Stimmung der Reaktionszone verschieden. Die Stimmung entscheidet über die Richtung der Krümmung.

Versucht man nun das Problem der Reizverkettung noch weiter einzuengen, so gibt es nur wenige Vorstellungen, die zur Zeit in Betracht kommen können. Von ihnen scheint mir in Zukunft wegen ihrer relativen Einfachheit nur die folgende besondere Beachtung zu verdienen. Sie nimmt an, daß der polare Gegensatz, der in allen Teilen (Zellen) der Perzeptionszone durch den Außenreiz induziert wird, sich auf lebenden Bahnen in die physiologisch radiär symmetrische, in seitlicher Richtung apolar gebaute Reaktionszone so ausbreitet, daß auch in ihr, ebenso wie in allen Zellen der Reizleitungsbahnen alle Teile in gleicher Weise „polarisiert“ werden. Dadurch wird die Reaktionszone zu einer Krümmung veranlaßt, die abgesehen vom Vorzeichen (positiv oder negativ) durch die, indirekt vom Außenreiz abhängige, Richtung dieses polaren Gegensatzes streng bestimmt wird.

So weist meine Analyse des Reizleitungsvorganges mit Bestimmtheit darauf hin, daß wir es bei den tropistischen Reiztransmissionen mit einer ganz besonderen Gruppe duktorischer Vorgänge zu tun haben, die weder mit den bisher eingehender untersuchten Reizleitungsprozessen der Tiere, noch mit denen anderer Transmissionen bei den Pflanzen verglichen werden kann.

Tübingen. Botanisches Institut, 11. Oktober 1906.

Literatur-Verzeichnis.

Czapek, F., 1898, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wissensch. Bot., 32, S. 175 ff.

— 1902, Stoffwechselprozesse in der geotropisch gereizten Wurzelspitze und in phototropisch sensiblen Organen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 20, S. 464 ff.

Darwin, Ch., 1881, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von V. Carus, Stuttgart.

Detlefsen, E., 1882, Über die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitzen. Arb. des bot. Instit. Würzburg, II, S. 627 ff.

Fitting, H., 1903, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wissensch. Bot., 38, S. 545 ff.

— 1905, Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Teil I. Asher-Spiros Ergebnisse der Physiologie. IV, S. 684 ff.

— 1907, Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Wiesbaden.

Goebel, J. K., 1903, Über die Durchlässigkeit der Kutikula. Inaug.-Diss. Leipzig.

Haberlandt, G., 1905, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig.

Janse, J. M., 1888, Die Permeabilität des Protoplasma. Verslagen en mededeelingen d. Kon. Akad. v. Wetensch., Afdeel. Natuurkunde, 3. Reihe, Bd. IV, S. 332 ff.

Kunkel, A. J., 1899, Handbuch der Toxikologie. Jena.

Mac Dougal, D. T., 1897, The curvature of roots. Botan. Gazette 23, S. 307 ff.

Němec, B., 1901 a, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen b. d. Pflanzen. Jena.

— 1901 b, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot., 36, S. 80 ff.

— 1901 c, Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln. Fünfstücks Beiträge zur wissensch. Bot., 4, 1901, S. 186 ff.

Noll, F., 1892, Heterogene Induktion. Leipzig.

Pfeffer, W., 1904, Pflanzenphysiologie. 2 Aufl., Bd. II.

Pollock, J., 1900, The mechanism of root curvature. Botan. Gazette, 29, S. 1 ff.

Rothert, W., 1894, Über Heliotropismus. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 7, S. 1 ff.

Spalding, V. M., 1894, The traumatropic curvature of roots. Annals of botany. 8, S. 423 ff.

Wiesner, J., 1881, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien.

Zur Kenntnis der Entwicklungs-Physiologie von Marchantia polymorpha L.

Von

Alfred Dachnowski.

Mit Tafel IV und 4 Textfiguren.

I. Einleitung.

Die bekannten Arbeiten von Pfeffer, Sachs, Zimmermann, Czapek u. a. über *Marchantia polymorpha* beweisen, daß diese Pflanze einem eingehenden Studium unterworfen wurde. Es ist aber trotzdem zweifellos, daß noch verschiedene Fragestellungen möglich sind, die eine Behandlung unter neuen Gesichtspunkten erfordern. In den folgenden Auseinandersetzungen habe ich versucht, ein möglichst vollständiges Bild der physiologischen Entwicklungsgeschichte des genannten Objektes zu entwerfen. Der Untersuchung lag die Aufgabe zugrunde, die verschiedenen äußeren Bedingungen der betreffenden Vorgänge, ihre mögliche Wirkungsweise und ihre wechselseitigen Beziehungen kennen zu lernen. Für die Versuche wurden Pflanzen benutzt, welche sich nur auf rein vegetativem Wege vermehrt hatten und durch entsprechende Behandlung einigermaßen reguliert worden waren. Im allgemeinen handelt es sich in der folgenden Arbeit um Untersuchungen über die Bedingungen

1. des Rhizoidenwachstums,
2. der Dorsiventralität,
3. der plagiotropen Orientierung,
4. der Erzeugung von Fortpflanzungsorganen,
5. der Befruchtung.

Die vorliegende Arbeit wurde 1904—1906 im botanischen Institut der Universität Michigan auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. F. C. Newcombe ausgeführt, dem ich an dieser Stelle für die freundlichen Ratschläge und das Interesse an derselben meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

II. Rhizoidenwachstum.

Bekanntlich entwickeln sich die Thallome von *Marchantia polymorpha* ungeschlechtlich aus dorsal und ventral gleichgebauten Brutkörpern. Die Rhizoiden nehmen ihren Ursprung aus den hyalinen Oberflächenzellen der Brutknospen, indem sich diese Zellen einfach hervorstülpen und durch Spitzenwachstum zu schlauchförmigen Haaren auswachsen. Die ersten Rhizoiden sind demnach nicht an eine durch äußere Einflüsse bestimmte Stelle der Brutkörper gebunden. Bei den Marchantiaceen treten die Rhizoiden in zwei Formen auf. Die glatten Wurzelhaare erscheinen jedoch zuerst, und zwar stehen sie mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche der Brutknospe.

Im Jahre 1871 veröffentlichte Pfeffer (21) eine Untersuchung, nach welcher er zur Annahme berechtigt zu sein glaubte, daß das Auswachsen der Wurzelhaare nur durch die Lage im Verhältnis zum Erdradius und durch die Berührung mit festen Körpern bestimmt sei. Diese Angaben suchte Zimmermann (34) dahin wesentlich zu erweitern, daß er neben der Schwerkraft und der Kontaktwirkung auch dem Licht einen beträchtlichen (retardierenden) Einfluß auf das Auswachsen der Wurzelhaare zuschrieb. Nach weiteren Versuchen erklärte Pfeffer (22), daß der Kontaktwirkung eine Bedeutung bei dem Auswachsen der Rhizoiden an den Brutknospen nicht zugesprochen werden könne. Er stellte vielmehr fest, daß bei diesem Vorgang nicht Kontaktreize maßgebend sind, sondern daß in Wirklichkeit der Einfluß der Luftfeuchtigkeit hier in Frage kommt.

Obwohl diese ausführlichen Untersuchungen in vielem bestätigt worden sind, möchte ich doch noch besonders betonen, daß wirklich in allen Fällen die Wurzelhaarbildung speziell durch Feuchtigkeitsverhältnisse beeinflußt wird. Reaktionen der Schwerkraft und dem Licht gegenüber lassen sich fast gar nicht erkennen.

Die im folgenden beschriebenen Versuche mit *Marchantia*-Brutkörpern wurden in verschiedener Weise angestellt; zum Teil in Feuchtkammern, welche aus zwei Glasschalen bestanden, zum Teil auf Fließpapier, nassem Ton und in Kristallisierschalen auf Wasser. Belichtet wurde entweder nur von unten oder nur von oben, auch mit allseitig gleicher Beleuchtung wurde operiert. Ersteres wurde dadurch erzielt, daß die Kristallisierschalen auf einem Gestell durch einen Spiegel belichtet wurden, der unterhalb desselben unter ent-

sprechendem Winkel angebracht worden war. Alles von oben und seitlich einfallende Licht wurde durch schwarze Papierzylinder abgeblendet. Übrigens sind diese Methoden bereits von Pfeffer und Zimmermann angewendet worden. Um größtmögliche Helligkeit und sonstige konstante Bedingungen zu erzielen, wurden sämtliche Versuche in dem Universitäts-Treibhaus ausgeführt. Die Prüfung der Brutknospen geschah anfangs durch das Mikroskop, doch erwies sich späterhin die Beobachtung mittels einer starken Lupe als genügend.

Schon bei den ersten Untersuchungen zeigte es sich, daß hinsichtlich der Produktion von Wurzelhaaren die Brutkörper in hohem Grade Unterschiede aufwiesen. Da die Kulturen gleichzeitig und unter ganz gleichen Verhältnissen angestellt wurden, konnten diese Unterschiede von äußeren Bedingungen nicht abhängen. Aus anderen und später zu beschreibenden Versuchen war bald ersichtlich, daß Brutknospen aus demselben Behälter diese Unterschiede gewöhnlich nicht in so extremer Weise zeigten, wie sie zwischen jenen älterer und jüngerer Brutkörbchen oder zwischen denen verschiedener Thallome zutage traten. Schon Pfeffer hat diese Tatsache konstatiert. Durch weitläufige Versuche gelang es mir, diese Frage einigermaßen zu klären, und zwar ebenfalls durch Erd- und Wasserkulturen. Ich bediente mich bei den letzteren einer 0,1 %—0,2 % Knopschen Nährlösung. Die Untersuchungen ergaben das interessante Resultat, daß nicht nur äußere Wachstums- und Entwicklungsbedingungen eine Rolle spielen, sondern daß sowohl die „Reife“ der Brutkörper und das Alter der Brutbecher als auch deren Herkunft von vegetativen oder geschlechtlichen Thallomen Unterschiede in der Rhizoidenbildung und in anderen Wachstumserscheinungen — wie zB. in der Induktion von Dorsiventralität — bedingen.

Beliebig lange im Dunkeln gehalten, entwickeln die Brutknospen nur sehr spärliche oder gar keine Wurzelhaare. Eine Weiterentwicklung findet nicht statt. Wenn jedoch die nötigen Entwicklungsbedingungen, wie Feuchtigkeit, entsprechende Temperatur und Licht, geboten werden, und Brutkörper von gewisser Reife und Qualität zur Verfügung stehen, so wachsen alle hyalinen Zellen der Oberseite und der Unterseite zu Wurzelhaaren aus. Um Mißverständnissen vorzubeugen bemerke ich, daß im folgenden in jeder Versuchsreihe nahezu gleichartiges Material benutzt wurde.

Durch die Schwerkraft wird die Produktion von Wurzelhaaren gar nicht oder nur sehr wenig beeinflußt. Sobald man Sonnenlicht

mit Hilfe eines Spiegels von unten einwirken läßt, so ist es leicht zu erreichen, daß die Wurzelhaare auf der Oberseite in ziemlicher Zahl, dagegen auf der Unterseite etwas spärlich erscheinen. Es gilt dies sowohl für die auf nassem Ton und auf Fließpapier kultivierten, als auch für die submersen und die auf dem Wasser schwimmenden Brutknospen, welche sich in gut bedeckten Kristallisierschalen in einer 0,2 % — 0,3 % Nährlösung befanden.

Daß das Licht keinen bedeutenden retardierenden Einfluß auf das Hervorwachsen der Wurzelhaare ausübt, wohl aber notwendig ist, um kräftige Entwicklung der Wurzelhaare zu bewirken, geht bestimmt aus den Versuchen hervor, welche mit Beleuchtung von unten angestellt wurden. Die Glasschalen müssen hierbei gut bedeckt sein, und ein Öffnen der feuchten Kammern und Schalen muß vermieden werden, da dies leicht ein Kollabieren und eine Wachstumshemmung der in der Luft gebildeten Wurzelhaare zur Folge hat. In diesen Versuchen war kein Unterschied bemerklich, auch nicht im Vergleich mit den Brutkörpern desselben Alters, welche bei allseitig gleicher Beleuchtung Wurzelhaare produziert hatten. Die Haare entwickeln sich in die freie Luft hinein oft noch zahlreicher und üppiger als im Wasser. Trockene Luft wirkt dagegen hemmend auf das Erscheinen der Haare. Sobald die freie, erdwärts oder aufwärts gewandte Seite der Brutknospen von trockener Luft umspült wird, entstehen die Wurzelhaare spärlicher. In jedem Falle wird die Entwicklung der Rhizoidenanlagen um so mehr gehemmt, je weniger Wasserdampf in der Luft vorhanden ist.

Anders gestaltete sich das Resultat, sobald die Brutkörper, nicht unmittelbar von Wasser berührt, in einer Feuchtkammer auf Gaze, auf Deckgläsern oder zwischen zwei aufrecht stehenden dünnen Glasscheiben sich befanden. Man kann Brutknospen beliebig lange — in diesem Falle drei Monate — unter solchen Bedingungen halten, ohne daß Rhizoidenwachstum oder Weiterentwicklung derselben zustande kommt.

Liegt die Temperatur zwischen gewissen Grenzen, so fällt dementsprechend das Versuchsergebnis aus, und je nach dem Temperaturgrade und dem Alter der Brutknospen wird die Ober- und Unterseite Wurzelhaare zahlreicher oder spärlicher bilden. Bei 11°—16° C. zeigt sich sehr geringes Rhizoidenwachstum, jedoch bei 25°—30° C. sehr gesteigertes, und dies noch in weit kürzerer Zeit (10—12 Stunden). Bei niedrigen Temperaturen entwickeln sich die hyalinen Zellen fast gar nicht.

Beiläufig sei hier des Versuches gedacht, bei welchem auf starkem Fließpapier ausgesäte, senkrecht gestellte Brutkörper sich im feuchten Rezipienten unter rascher Rotation befanden. Dieser Versuch ist schon früher von Pfeffer (21) angestellt worden. Das Wachstum der Rhizoiden im Zentrifugalapparat unter einer Beschleunigung der Fliehkraft, die ungefähr 3 bis 4 g betrug, erfolgte jedoch auf beiden Seiten der Brutkörper, d. h. sowohl auf der dem Zentrum als auch der der Peripherie zugewandten Seite.

Einige Versuche lehrten ferner, daß die sehr früh auftretende Dorsiventralität auf die weitere Neubildung von hyalinen Rhizoidenzellen hemmend wirkt. Die Rhizoiden wachsen dann vorwiegend auf der Schattenseite.

Es zeigt sich also, daß in der Tat das Hervorwachsen der Wurzelhaare nicht von einem Faktor allein abhängig ist, sondern daß im Gegenteil mehrere, innere sowohl als äußere Faktoren hierbei bestimmend einwirken. Dieser Komplex von Faktoren erklärt zur Genüge, warum die Resultate derjenigen Versuche, bei denen im allgemeinen einer oder nur wenige derselben berücksichtigt werden, in hohem Grade individuell verschieden waren.

III. Dorsiventralität.

Die Bedeutung des Lichtes für die Entstehung und Orientierung der Dorsiventralität wurde teilweise schon von Mirbel (19) erkannt. Die maßgebenden Bedingungen, unter denen die Erscheinung auftritt, hat jedoch Pfeffer (21) experimentell festgestellt. Die Annahme scheint berechtigt, daß Lichteinfluß die Orientierung der Dorsiventralität entscheidet, und daß eine 2—3 Tage dauernde einseitige Beleuchtung genügt, um die nunmehr fortwirkende, inhärente Dorsiventralität zu fixieren. Daß sich andere Marchantiaceen (*Lunularia*) ebenso verhalten, konstatierten Leitgeb (16), Kny (14) und Vöchting (33).

Auf Grund eigener Versuche möchte ich einige weitere Resultate vorführen, welche ich der Einfachheit halber in zwei Abschnitte gliedere:

A. Induktion von Dorsiventralität;
B. Das Zustandekommen der Dorsiventralität unter allseitig gleicher Beleuchtung.

A. Induktion der Dorsiventralität.

Umkehrungsversuche, wie sie Mirbel und Pfeffer angestellt und beschrieben haben, wurden im Treibhaus unter Anwendung

verschiedener Substrate, wie Gartenerde, Sand und Fließpapier mit 0,3 % Knop-Nährlösung, wiederholt. Zu den Versuchen entnahm ich die Brutkörper dem Grunde der Körbchen, die unbelichtet geblieben waren und vertikal standen; bei geänderter Versuchsweise wird im folgenden besonders darauf hingewiesen. Das Material stammte von Thallomen, welche zum größten Teile unter günstigen Bedingungen im Treibhaus kultiviert worden waren, wo einschneidende Veränderungen der Außenfaktoren ausgeschlossen sind. Mein Material reichte nicht zu ausgedehnten variations-statistischen Untersuchungen aus. Immerhin war es genügend um Mittel- und Grenzwerte für normale Kulturverhältnisse festzustellen. In der folgenden Tabelle gebe ich die Resultate einiger Versuche. Ich bemerke jedoch, daß die Genauigkeit der Bestimmungen besonders in bezug auf den „Reifegrad" der Brutkörper eines und desselben Brutkörbchens, und derjenigen von rein vegetativen und von Geschlechtsorgane tragenden Thallomen, noch vieles zu wünschen übrig läßt. Durch entsprechende Kulturmethoden lassen sich vielleicht noch periodische und spezifische Verschiedenheiten beseitigen.

	Zeit der Fixierung in Std. nach d. Aussaat
Versuch 1. Einfluß des Alters Alter Sproß mit 4 Körbchen; Brutkörper aus der unteren, unbelichteten Reihe des 3. Körbchens; Aussaat 7^{30} morgens, unter normalen Treibhausbedingungen auf feuchter Erde; 16—18° C. Sonne zeitweise durch Wolken verschleiert .	22; 23; 26; 28; 46.
Versuch 2. Einfluß des Alters Junger Sproß mit 1 Körbchen; erste Brutkörperreihe (belichtet); Aussaat 7^{45} morgens, auf feuchter Erde; 16 bis 18° C. Zeitweise hell	21; 22; 24.
Versuch 3. Einfluß des Alters Alter Sproß mit ♂ Geschlechtsorganen; altes, letztes Brutkörbchen; Aussaat 11^{00} morgens, auf feuchter Gartenerde; 16—18° C. Hell gehalten	25; 26; 28.
Versuch 4. Einfluß anorganischer Nährsalzlösung. Alter Spross; alte Brutkörbchen; Brutkörper aus der oberen, belichteten Reihe; Aussaat 8^{00} morgens, auf Fließpapier in 0,3—0,4 % Kn-Lösung; 16—18° C. Sonne zeitweise durch Wolken verschleiert	31; 33; 46; 50.
Versuch 5. Einfluß anorganischer Nährsalzlösung. Junge Sprosse mit 3—4 Körbchen; Brutkörper aus der unteren, unbelichteten Reihe; Aussaat 8^{25} morgens, zwischen Fließpapier in 0,3—0,4 % Kn-Lösung; 16—18° C. . . .	46; 49; 51; 51;

	Zeit der Fixierung in Std. nach d. Aussaat
Versuch 6. Einfluß höherer Temperatur. Alter Sproß mit 5 Körbchen; Brutkörper aus der unteren, unbelichteten Reihe des 2. Körbchens; Aussaat 7^{00} morgens, auf gut gedüngter, feuchter Walderde; im Wärmekasten; 22—25° C. In diffusem Licht	9; 10; 12; 16; 22.
Versuch 7. Einfluß niedriger Temperatur. Junge Sprosse mit 3—4 Körbchen; Brutkörper aus dem 1. Körbchen; Aussaat 7^{15} morgens, auf feuchter Erde, im Eiskasten; 6—10° C. In diffusem Licht	26; 28; 49.
Versuch 8. Einfluß farbigen Lichtes — Rot. Alte Sprosse; Brutkörper aus einem Gemisch; Aussaat 8^{00} morgens, auf feuchter Erde; 16—18° C. Hell . . .	31; 33; 37.
Versuch 9. Einfluß farbigen Lichtes — Blau. Alte Sprosse; Brutkörper aus einem Gemisch; Aussaat 8^{25} morgens, auf feuchter Erde; 16—18° C. Hell . . .	29; 31; 32.

Die Resultate über die Induktion der Dorsiventralität sind insofern lehrreich, als sie zeigen, daß Verzögerung, Beschleunigung und auch Umstimmung der Wachstumstätigkeit durch äußere Bedingungen erzielt werden. Auch verläuft die Induktion verschieden, — je nachdem man es mit ausgewachsenen oder mit noch im Wachsen begriffenen Brutknospen zu tun hat. Das wesentlich Bestimmende des ganzen Reaktionsverlaufs liegt jedenfalls nicht allein in äußeren Einflüssen, sondern in einer wechselseitigen Beziehung. Man muß eine bestimmende Mitwirkung äußerer Faktoren annehmen; doch ändert sich erst mit Änderung der inneren Bedingungen in den Brutknospen die Reaktionsfähigkeit.

Die Dorsiventralität ist zugleich mit dem Aussprossen der Brutkörper fixiert, doch deutet anfangs kein morphologisches Merkmal darauf hin. Der Vorgang nach dem Umwenden junger Sprosse war der gleiche, wie ihn Mirbel und Pfeffer angeben: die fortwachsenden Sprosse biegen sich zuerst an ihrem Vorderende auf und krümmen sich soweit zurück, bis die frühere Oberseite senkrecht zum einfallenden Licht steht.

Natürlich kommt es sehr oft vor, daß Brutkörper umgewendet werden, ohne daß die Dorsiventralität entsprechend fixiert ist. Es lassen diese Erscheinungen vermuten, daß die determinirenden Einflüsse erst späterhin bestimmend einwirken. — Weitere Beobachtungen stellen außer Zweifel, daß die anfangs etwas aufwärts gerichteten Seitensprosse späterhin nach dem Substrate sich zu-

krümmen. Dies fand ich meist bei Brutknospen, deren Dorsiventralität zwei bis drei Stunden später inhärent geworden war. Es muß dahin gestellt bleiben, ob Brutkörper, welche noch nicht vollständig entwickelt sind oder durch ungünstige äußere Bedingungen in ihrer Ausbildung gehemmt werden, sich wiederholt dorsiventral umbilden lassen. Einmal fixiert, läßt sich jedoch die Dorsiventralität der Brustknospen nicht mehr umkehren.

B. Das Zustandekommen der Dorsiventralität bei allseitig gleicher Beleuchtung.

Daß das Licht die Entstehung und Orientierung der Dorsiventralität entscheidet, ist bisher noch nicht erwiesen. Versuche bei möglichst gleichmäßiger Beleuchtung beider Seiten der Brutkörper lassen nach den Angaben Pfeffers (21) keine genaue Schlußfolgerungen zu; die Entwicklung der Sprosse so weit zu bringen, daß Oberseite und Unterseite ohne weiteres kenntlich waren, ist ihm nicht gelungen: „Bilateralität scheint auch bei beiderseitiger Beleuchtung immer mit dem Hervorwachsen der Sprosse ausgebildet zu sein, doch weiß ich nicht zu sagen, ob unter diesen Verhältnissen die zufällig etwas weniger Licht empfangende oder die dem Substrate anliegende Seite zur Unterseite bestimmt wird“ (a. a. O. S. 92).

Aus den Versuchen von Czapek (2) ging hervor, daß die Dorsiventralität auf dem Klinostaten nicht zustande kommt. Im Laufe von zwei bis drei Monaten entwickelten sich nur „kleine, schwächliche Pflänzchen, welche aus röhrig zusammengeschlossenen Thalluslappen bestehen und rings Wurzeln tragen“. Gegen Czapeks Auffassung spricht aber der Umstand, daß solche Pflänzchen, nach den gewöhnlichen Umkehrversuchen oder nach den Beobachtungen über Induktion der Dorsiventralität zu urteilen, mit dem Hervorwachsen der Seitensprosse und den zu gleicher Zeit einseitig auswachsenden Rhizoiden gewöhnlich dorsiventral sind, selbst wenn eine anatomische Differenzierung nicht deutlich hervortritt.

Meine eigenen, hinsichtlich dieser Frage angestellten Untersuchungen gingen von Erwägungen aus, die sich durch Erfahrungen aus zahlreichen Versuchen mir aufdrängten. Bei diesen handelte es sich um eine vielseitige Variierung des Einflusses von Innen- und Außenfaktoren auf Brutknospen und Thallome. Es würde überflüssig sein, meine ersten Versuche aufzuführen, speziell die mit Fließpapier und Gaze angestellten, welche gleichfalls zeigten

— allerdings nicht einwandfrei —, daß Dorsiventralität auch bei allseitiger Beleuchtung zustande kommt. Viel leichter und mit besserem Erfolg ließ sich das gleiche Resultat in folgender Weise erreichen. Um mangelhafte Befestigung und schlechte Versorgung mit Wasser und Nährsalzen zu vermeiden, wurden die Versuche in kleinen Glas-Zylindern ausgeführt, deren Länge 7 cm und deren Durchmesser 2,8 cm betrug. Innerhalb des Glas-Zylinders befanden sich zwei dünne Glasplatten, aus Deckgläsern hergestellt, gewöhnlich 2,5 cm lang und 3 mm breit, oder in Trapezform von 2,5 cm Höhe, mit oberer und basaler Kante von 2 mm, resp. 2,5 cm. Dieselben wurden auf einem Pfropfen befestigt und genau zentriert. Dazwischen und parallel mit diesen Glasplättchen wurden die Brutkörper vertikal ausgebreitet. Stets wurde Sorge dafür getragen, daß nur die am Grunde der Brutkörbchen unbelichtet gebildeten Brutknospen zur Benutzung kamen. Ihre weitere Entwicklung vollzog sich auf dem Klinostaten in den erwähnten Glas-Zylindern, welche nun entweder als Feuchtkammern dienten oder die Brutkörper submers in 0,3—0,4 % Knop-Nährlösung enthielten. Als Triebkraft dienten Uhrwerke mit starker Feder und fallendem Gewicht. Die Apparate bewerkstelligten eine Drehung in 10 Minuten. Rotationsversuche um eine horizontale und eine vertikale Achse wurden gleichzeitig angestellt.

Im wesentlichen ergab sich folgendes: In Versuchen mit je 10—12 Brutknospen waren gewöhnlich 3—5 dorsiventral. Von der Aussaat bis zum Hervortreten der ersten Spaltöffnungen dauerte die Entwicklung unter guten Verhältnissen 14—16 Tage, manchmal 2—3 Wochen. Die Brutkörper der Kontroll-Kulturen auf Erde und in 0,3—0,4 % Knop-Lösung bildeten Spaltöffnungen innerhalb 10—12 Tagen.

Wie aus den Kamera-Skizzen (Fig. 1) und aus Fig. 6 der Taf. IV zu ersehen ist, zeigen die Klinostaten-Pflänzchen nur unbedeutende Abweichungen vom normalen Bau. Abgesehen von dem Einfluß des Anhaftens sind die betreffenden Unterschiede lediglich dem gehemmten Luftzutritt, in einigen Fällen der intensiveren Beleuchtung zuzuschreiben. Die Brutkörper entwickelten sich derartig, daß in der Tat alle Differenzierungen eines normalen jungen *Marchantia*-Thallus auftraten, und sie erreichten eine Breite von 1,5—2,5 mm. In diesen Versuchen war die Dorsiventralität bei allen Brutknospen niemals auf der gleichen Seite induziert. Bei seitlicher Anschauung war deutlich zu erkennen, daß die Brutkörper nach beiden Seiten

Rhizoiden und Spaltöffnungen entwickelt hatten. Deutliche Zeichen von Dorsiventralität machten sich bei der Mehrzahl der Brutknospen nicht bemerkbar. Obwohl einseitiges Rhizoidenwachstum und plagiophototrope Krümmung bereits eingetreten waren, blieb die Entwicklung von Spaltöffnungen während der Zeitdauer des Versuches aus. Ich versetzte solche Brutknospen sofort auf feuchte Walderde. Schon nach kurzer Zeit hatten sich die Brutkörper, deren Rhizoidenseite beleuchtet wurde, durch Umwenden entsprechend orientiert.

Wiederholt wurden bei einzelnen Brutknospen während der Entwicklung auf den Klinostaten auffällige Abweichungen vom normalen Bau bemerkt. Bei einigen kam Rhizoidenbildung auf einer der Seiten der Brutkörpersprosse zustande (Fig. 1, [8]). Bei anderen zeigte sich eine merkliche Rhizoidenbildung zugleich auf beiden Flächen desselben hervorwachsenden Seitensprosses. Die weitere Entwicklung brachte dann gewöhnlich eine Längsspaltung des Sprosses parallel der Fläche mit sich, so daß sich nun zwei Lappen aus dem einen Seitensproß entwickelten. Spaltöffnungen waren stets auf der inneren Seite der größeren Partie sichtbar (Fig. 1, [7]). Anders gestaltete sich das Resultat, wenn die Brutknospen noch unreif oder schlecht mit Wasser und Mineralsalzen versorgt waren, oder auch zu weit ins Innere zwischen die dünnen Deckgläschen gelangten. Nur kleine, schwächliche Pflänzchen konnte ich in dieser Weise erzielen (Fig. 1, [9] und Taf. IV, Fig. 6). Brutkörper dieser Art habe ich oft und unter Anwendung von Gartenerde und Fließpapier umgekehrt. Bei den kleinsten Pflänzchen, welche kaum über die Größe der Brutkörper hinausgewachsen waren,

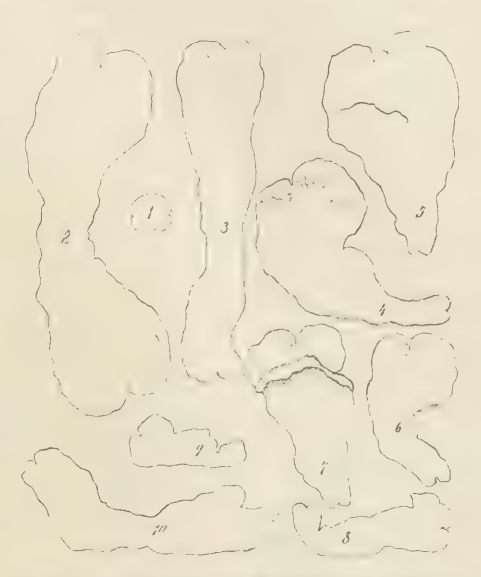


Fig. 1. Entwicklung der *Marchantia*-Brutkörper auf dem Klinostaten.

[1] Brutknospe; [2]—[3] Kontroll-Kulturen: [2] Brutknospe auf Erde, [3] in 0,3 % Kn-Nährlösung kultiviert; [4]—[10] Klinostatenpflanzen.

Vergr. 12.

zeigte sich die Dorsiventralität erst 6—9 Stunden nach der Aussaat endgültig fixiert. Brutknospen, bei welchen ein merkliches Wachstum der Seitensprosse zu sehen war, entwickelten Dorsiventralität in entsprechend kürzerer Zeit 3—4 Stunden nach der Aussaat.

Die besonderen Krümmungserscheinungen während der Entwicklung der Brutkörper werde ich ausführlicher im nächsten Abschnitt behandeln.

Es sei hier noch eine andere Erscheinung erwähnt, die ich in Verbindung mit Versuchen über die plagiotrope Orientierung beobachtete. Einige kräftige Thalluslappen wurden invers, horizontal und frei innerhalb einer Kristallisierschale befestigt. Die Beleuchtung geschah von unten, mit Hilfe eines entsprechend geneigten Spiegels. Alles Licht von oben wurde durch einen Zylinder aus schwarzem Papier abgehalten. Die Thalluslappen wurden submers in 0,3 % Kn.-Lösung kultiviert. Nach Verlauf einiger Wochen — die genaue Zeitdauer ist nicht mehr zu bestimmen —, bemerkte ich, daß sich aus den vorhandenen zwei Brutkörbchen drei resp. fünf neue Thallome entwickelt hatten. Die Sprosse waren auffallend schmal, 1,5—2 mm, und erreichten eine Länge von 6—7 mm. Bei allen war Dorsiventralität zustande gekommen. Zahlreiche Wiederholungsversuche haben zu diesen Wachstumserscheinungen nicht wieder geführt. Die Erklärung dieses verschiedenen Verhaltens dürfte möglicherweise in einem dorsiventral differenzierenden Einfluß des Muttersprosses liegen, durch den die Brutkörper die betreffende Ausbildung erfahren haben. Die Beobachtung könnte von Wert sein für die Vorstellung einer erblichen, im Gegensatz zu einer sekundären, induzierten Dorsiventralität. Demnach wäre ein gewisser dirigierender Einfluß nicht ausgeschlossen, der vielleicht ausreicht, um unter Umständen in Konkurrenz zu treten, und dem Neuzuwachs dieselbe dorsiventrale Orientierung aufzudrängen. Der Übergang zu einer entsprechenden Verschiebung der maßgebenden determinierenden Faktoren wäre nach den Erfahrungen an Prothallien usw. erklärlich. Ich möchte jedoch auf diese Beobachtungen keinen Nachdruck legen.

Nach den obigen Ergebnissen zu urteilen, kommt Dorsiventralität auf dem Klinostaten zustande. Die einseitige Beleuchtung ist offenbar weder eine unerläßliche noch eine entscheidende Bedingung für die Entstehung der Dorsiventralität und die Entwicklung der Brutkörper. Es handelt sich hier um eine innere physiologische

Veränderung, die auch dann sichtbar wird, wenn unter die vorhandenen notwendigen Außenbedingungen allseitig wirkendes Licht gehört. Die Kombinationen der äußeren Faktoren beeinflussen also nur einen Teil der möglichen Entwicklungsvorgänge.

Daß jedoch die Dorsiventralität nicht konstant inhärent ist, beweisen die Versuche, bei denen sowohl Verzögerung, Beschleunigung, als auch Umstimmung beobachtet wurde. Die Dorsiventralität kann während der Entwicklung von einer bestimmten Richtungsfläche auf eine andere übertragen werden. Die inneren Bedingungen sind demnach höchst veränderlich. Endgültig fixiert wird die Dorsiventralität nur, wenn die Gewebe eine bestimmte Ausbildung erfahren haben und in Wechselbeziehung zu den bestimmt mitwirkenden äußeren Bedingungen stehen. Der günstige Einfluß und die Mitwirkung des Lichtes bei der Entstehung der Dorsiventralität tritt erfahrungsgemäß nur dann stärker hervor, wenn die Entwicklung der Brutknospen weiter fortgeschritten ist. Wie sich der Vorgang jedoch innerhalb der Brutknospen und in den Keimscheiben, welche aus Sporen hervorgehen, abspielt, das müssen weitere Forschungen feststellen.

IV. Die plagiotrope Orientierung.

In der Natur tritt uns immer die Resultante aus dem Zusammenwirken verschiedener variabler Faktoren entgegen. So läßt sich nicht ohne weiteres sagen, inwieweit die verschiedenen Faktoren bei der Ausbildung der plagiotropen Lage beteiligt sind, wenn sich Marchantien an trocknen, feuchten, hellen, schattigen und anderen Standorten entwickeln. Zahlreiche Tatsachen über Orientierungsbewegungen, welche näher untersucht worden sind, beweisen, daß Licht und Schwerkraft die veranlassenden „auslösenden“ Ursachen sind. Man findet, daß bei guter Beleuchtung und unter normalen Verhältnissen die Sprosse von *Marchantia* sich annähernd senkrecht zur Lichtrichtung stellen, während die Infloreszenzträger gegen das Licht positiv heliotropisch reagieren. Bei schief einfallendem Licht erheben sich die Thalluslappen schief vom Boden. Werden die Sprosse senkrecht vom Licht getroffen, so bilden auch sie einen rechten Winkel. Diese Richtungsverhältnisse scheinen in entscheidender Weise durch die Beleuchtung bedingt zu sein, auch dann, wenn sich die Sprosse vertikal auf- oder abwärts geneigt ausbreiten und so der Schwerkraft gegenüber eine ent-

gegengesetzte Stellung einnehmen müssen. Derartige Beobachtungen legen die Frage nahe, inwieweit und in welcher Weise die plagiotrope Orientierung durch eine einzelne Reizwirkung oder durch das Zusammenwirken verschiedener Reize erzielt wird.

Sachs (26), der zuerst die Orientierung der *Marchantia*-Sprosse näher untersuchte, erkannte, daß sich die Thalluslappen gegen Licht von genügender Intensität rechtwinklig stellen. Das Verhalten etiolierter Lappen schien ihm aber gegen die Annahme eines Diaphototropismus zu sprechen. Die jungen und die neugebildeten Teile wuchsen, unter Lichtabschluß gehalten, senkrecht in die Höhe, mit ihren Seitenrändern dorsalwärts eingerollt. Die dorsiventralen Sprosse zeigten somit negativ-geotropische Sensibilität. Daß sich etiolierte Lappen gegen seitlich einfallendes Licht deutlich hinkrümmten, sobald die Unterseite beleuchtet wurde, hielt Sachs für eine durch Licht hervorgerufene positiv heliotropische Reaktion. Das durch Licht begünstigte Flächenwachstum der etiolierten Lappen bezeichnete er als Epinastie. Seine Beobachtungen ließen ihn schließen, daß die Plagiotropie der Sprosse von *Marchantia* aus einem Zusammenwirken von negativem Geotropismus, positivem Heliotropismus der Unterseite und Epinastie der Oberseite entstehe.

Czapek (2) hielt diese Ansicht für irrig. Aus seinen Versuchen schloß er, daß die Plagiotropie des *Marchantia*-Thallus durch das Zusammenwirken von Diaphototropismus, photonastischer Epinastie und dem mit der Beleuchtung variablen Diageotropismus zustande komme.

Es ist bereits von Pfeffer (23) hervorgehoben, daß in den Untersuchungen von Sachs und Czapek die Klarstellung dieses Problems noch viel zu wünschen übrig läßt. Im folgenden sollen die verschiedenen Krümmungsbewegungen durch einige weitere Versuche erläutert werden und zwar zunächst in bezug auf das Licht und die Schwerkraft, weiterhin in Rücksicht auf das Zusammengreifen verschiedener Faktoren, durch welche die Auslösung der plagiotropen Orientierung verursacht wird.

Wie in den anderen Fällen, so wurden auch diese Versuche im Treibhaus angestellt. Die Erfahrung hatte bei diesen Experimenten gelehrt, daß sowohl auf irdenen Schalen in schiefer Beleuchtung aufrecht erwachsene Sprosse, als auch in Wasser befestigte Thalluslappen benutzt werden konnten. Versuche mit Thalluslappen in dampfgesättigter Luft sind jedoch nicht einwandfrei, da so die

Gleichgewichtslage in hohem Grade modifiziert wird. In submersen Pflanzen dagegen wird die Befähigung zu tropistischem Stimmungswechsel nicht gehemmt. Die Thallome, in Kristallisierschalen mit 0,3 % Knop-Lösung untergetaucht, setzen ihr Wachstum eine Zeitlang ohne auffällige Unterschiede fort. Dem allgemeinen Eindruck nach waren auch keine Unterschiede in den erzielten Krümmungsbewegungen bemerkbar. Ich führte verschiedene der Versuchsreihen aus.

Unter den im Treibhaus gebotenen Verhältnissen genügt die senkrechte Stellung zum einfallenden Licht, um die Pflanzen in die angestrebte Lage zu bringen. Die Aktionsfähigkeit erlischt gewöhnlich, sobald sie ihre Entwicklung abgeschlossen haben; nur die jüngeren Teile des Sprosses passen sich einer ihnen aufgedrängten abnormen Lage an. Die Orientierung wird zunächst durch die Reizwirkung des Lichtes erzielt. Die Sprosse reagieren indes auch plagiophototrop, wenn mit Hilfe des Klinostaten die einseitige Reizwirkung der Schwerkraft aufgehoben wird. Die Thalluslappen krümmen sich, sobald sie um die eigene Achse gedreht werden, um 180°, und gewöhnlich quer zur Längsachse. Auch kommt es vor, daß die Seitenränder sich etwas ventral krümmen. Doch ein Zusammenrollen parallel zur Längsachse, so daß eine hohle Röhre zustande käme, oder ein Aufeinanderliegen der Ober- oder Unterflächen beider Längshälften wurde nicht beobachtet.

Wenn die Sprosse so befestigt werden, daß sie einen beliebigen oder einen rechten Winkel zur Klinostatenachse bilden, so kommen auch in diesem Falle dieselben Krümmungserscheinungen zustande.

Läßt man Pflanzen auf dem Klinostaten um eine vertikale Achse rotieren, so krümmen sich die Sprosse, bis sie plagiophototrop eingestellt sind. Die Krümmung geschieht quer zur Längsachse des Thallus und kann je nach der Lichtrichtung 90° oder 180° sein. Der gleiche Vorgang kommt auch zustande, wenn die Sprosse so befestigt sind, daß sie einen schiefen oder einen rechten Winkel zur Achse des Klinostaten bilden.

Versuche mit etiolierten Lappen geben dieselben Resultate. Schon Frank (3) konstatierte, daß etiolierte Sprosse sich gegen seitlich einfallendes Licht deutlich hinkrümmen, sobald die Unterseite beleuchtet wird, daß sie jedoch ihre Stellung nicht ändern, wenn das horizontal einfallende Licht die Oberseite der aufrecht stehenden Lappen trifft. Unter allseitig gleicher Beleuchtung auf den Klinostaten rotierend um eine vertikale sowohl, als auch um eine

horizontale Achse, stellen sich anfangs bei den Pflanzen keine plagiophototropen Krümmungen ein. Infolge der Lichtwirkung wächst die morphologische Oberseite stärker in die Breite, als die Unterseite, und zur Herstellung der plagiotropen Orientierung wird zunächst eine photoepinastische Reaktion ausgeführt, die später in die orientierende (plagiophototrope) Krümmung übergeht und allmählich durch Wachstum fixiert wird. Es sei übrigens gleich bemerkt, daß wahrscheinlich noch ein zweites, rein mechanisches Moment hierbei in Betracht kommt.

Bei der Beurteilung der Bedeutung des Lichtes für die Krümmungsbewegungen sind auch die Umkehrversuche (S. 258 ff.) und die Versuche über das Zustandekommen der Dorsiventralität bei Brutknospen unter allseitig gleicher Beleuchtung (S. 261 ff.) zu beachten. Es ist bekannt, daß die fortwachsenden Sprosse der umgekehrten Brutkörper schon nach einigen Tagen — zu einer Zeit, wenn die physiologische Dorsiventralität durch die morphologische Gestaltung nicht erkennbar ist — sich an ihren Vorderenden aufrichten und sich solange krümmen, bis sie horizontal auf das Substrat zu liegen kommen. Sodann bilden sie sich zu normalen Thallomen aus. In der besprochenen Weise wird die plagiophototrope Orientierung auch bei den Brutknospen hergestellt, welche sich auf den Klinostaten in allseitig gleicher Beleuchtung befinden. Sie stellen sich plagiophototrop schon während der Entwicklung der morphologischen Differenzierung, und sind photonastisch, auch wenn sie einer einseitigen Beleuchtung nicht ausgesetzt oder geotropisch nicht induziert sind. Mit der Entwicklung der Brutknospen kommt demnach dem Lichte gegenüber eine Doppelwirkung zustande: Dorsiventralität und zugleich eine tropistische Stimmung — Photonastie —, welche an der sichtbaren, plagiophototropen Orientierung teilnimmt. Wie dieser Doppelerfolg der Lichtwirkung zustande kommt, das lasse ich einstweilen unerörtert.

Mit der Dorsiventralität ist auch epinastische und autogen hyponastische Reaktionsfähigkeit verknüpft. Zum Verständnis des Gesagten möchte ich jedoch die Bemerkung vorausschicken, daß Photoepinastie und autogene Hyponastie keine bedeutende Rolle im Zustandekommen der plagiotropen Lage spielen. Sie sind nur mäßig wirkende Faktoren, wie schon aus Beispielen zu ersehen ist, wobei Sprosse in die angestrebte Stellung übergehen und die morphologische Oberseite zu diesem Zwecke eine konvexe oder eine konkave Krümmung (~) ausführen muß. Die etiolierten Lappen speziell

sind Beispiele dafür, daß durch die Lichtreizwirkung zugleich eine photoepinastische Reaktionsfähigkeit geschaffen und die autogene Hyponastie modifiziert wird. Ein solcher Erfolg kann auch schon durch eine nur physiologische Dorsiventralität bedingt sein. Übrigens ist ja in etiolierten Lappen die Dorsiventralität funktionell im morphologischen Sinne nicht ausgebildet. Umgekehrt wird durch Verdunklung die hyponastische Wachstumstätigkeit gefördert; und man kann sich leicht überzeugen, daß nach der Lichtentziehung die zunächst hyponastische Krümmung bald durch Wachstum fixiert wird.

Ähnliche Erörterungen knüpfen sich an die Wirkung des Schwerkraftreizes. Schon bei einer Lichtintensität, welche gerade zur Ernährung ausreicht und kein bemerkenswertes Etiolement hervorruft, nehmen die Thalluslappen eine nahezu senkrechte Stellung ein. In konstanter Finsternis richten sich die Sprosse vertikal auf. Die weiter wachsenden Teile werden sehr schmal und rinnig; ihre Seitenränder sind dorsalwärts gekehrt. Die Pflanzen reagieren auf den wirksamen tropistischen Reiz, gleichviel ob die morphologische Unterseite normal dem Boden anliegt oder oben auf zu liegen kommt und daher eine konvexe oder eine konkave Krümmung ausführt.

Bei Eliminierung der einseitigen Schwerkraftwirkung sind im Dunkeln keine geotropischen Krümmungserscheinungen wahrzunehmen, einerlei, ob die Thallusfläche parallel oder senkrecht zur Klinostatenachse steht. Ein geringes Einrollen der Seitenränder dorsalwärts ist stets vorhanden. Wird der Thallus jedoch um die eigene Achse gedreht, so reagiert er verschieden. Weitaus in den meisten Fällen ergibt sich als besonders auffällig eine Flankenstellung des Vorderendes. Sie wird durch eine hyponastische Krümmung erreicht, welche 90° beträgt und quer zur Längsachse des Sprosses gerichtet ist. In anderen Versuchen dagegen zeigten die Thallusstücke keine oder nur eine unbedeutende Krümmung. Der Grund, warum bald der eine, bald der andere Vorgang vorwiegend auftrat, soll späterhin festgestellt werden.

Läßt man breite, normale Sprosse auf dem Klinostaten um eine vertikale Achse rotieren, so wird durch Lichtabschluß die bekannte Reaktion erzielt. Die negativ geotropische Stellung und die Etiolierung werden ziemlich schnell durch Wachstum fixiert. In keinem Falle war in den obigen Versuchen die Aktionsfähigkeit der Thalluslappen durch den Lichtabschluß ernstlich beeinträchtigt.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Veränderungen der tropistischen Empfindlichkeit. Zu bemerken wäre hier zunächst, daß die vertikal aufwärts gerichtete Stellung, also negativer Geotropismus, auch ohne Lichtabschluß zustande kommt, wenn Thalluslappen von *Marchantia* in einem dampfgesättigten Raume, zB. unter einer Glasglocke und bei verminderter Luftzirkulation gehalten werden. Die Sprosse bleiben aufrecht, und ihre Seitenränder sind etwas dorsalwärts gekrümmt, gleichviel ob die morphologische Ober- oder Unterseite dem einfallenden Licht zugekehrt ist. Die Sistierung der plagioheliotropen Reaktionsfähigkeit, welche durch größeren Feuchtigkeitsgehalt der Luft und die dadurch herabgesetzte Transpiration usw. eintreten kann, ist ein Beweis, daß durch die Veränderung der äußeren Einflüsse die phototropische Empfindlichkeit in sehr auffälliger Weise beeinflußt wird.

Einen weiteren Beweis, der geeignet sein dürfte, die Veränderung der tropistischen Stimmung zu erklären, lieferte der folgende Versuch. Eine irdene Schale, in welcher Marchantien in gewöhnlicher Weise gewachsen waren, wurde umgekehrt auf ein kleines, mit nassem Fließpapier ausgekleidetes Glasschälchen gelegt. Das Ganze wurde, bedeckt von einer Kristallisierschale, auf ein 12 cm hohes Gestell gebracht, unter welchem sich ein großer Spiegel befand. Ein schwarzer Papierzylinder verdunkelte die Seiten- und Oberfläche der Schale. Während einige von den Pflanzen ihre Oberseite dem von unten einfallenden Lichte zukehrten, stellten andere Pflanzen sich derartig, daß ihre morphologische Unterseite dem Spiegel zugekehrt war, sie also von dem aufwärts gespiegelten Licht auf ihrer Unterseite getroffen wurden. Von diesen Sprossen, welche ihre morphologische Unterseite dem von unten einfallenden Licht zukehrten, krümmten sich nur einzelne diesem zu. Die Mehrzahl wurde nach wenigen Tagen negativ geotropisch. Die Krümmungserscheinung ist im allgemeinen dieselbe, welche man sonst mit Thalluslappen erzielt, wenn diese unter Lichtabschluß umgekehrt oder normal dem Substrate aufliegen. Die Ansicht, daß die Thalluslappen in allen Fällen ihre Oberseite senkrecht zum Licht zu stellen trachteten, ist offenbar nicht zutreffend. Die auf der Oberseite beleuchteten Thalluslappen hatten ihre normale Form schon nach einem Tage verloren. Die Vorder- und Seitenränder waren konvex- und aufwärts gekrümmt, — eine Krümmung, die, wie Sachs (26) erwähnt, offenbar durch den negativen Geotropismus bewirkt und durch Photoepinastie unterstützt ist. Das Wachstum schritt in

diesem Sinne weiter fort. Den Habitus gibt die Fig. 3 der Tafel IV wieder; man sieht den epinastisch umgebogenen Lappen, der nach der Spitze zu hyponastisch eingekrümmt ist. Die Beleuchtung ruft auch hier in den Thallusstücken kein Bestreben hervor, durch eine entsprechende Krümmung in der Lichtstellung zu verbleiben. Die Pflanzen gehen bald in eine vertikale Stellung über. Die in Tätigkeit gesetzten photogenen Aktionsmittel sind weniger kräftig als die geotropischen Reaktionsvorgänge, so daß die letzteren durch das Außenmaß der Beleuchtung weder modifiziert noch überwunden werden.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß der von Czapek erwähnte Diageotropismus den gleichen Beweis liefert. Es handelt sich auch hier um die Stärke des fraglichen Reizes. In den obigen Ausführungen glaube ich klar gestellt zu haben, daß Diageotropismus als wesentliche Ursache der Richtungsverhältnisse von *Marchantia* gar nicht in Betracht kommt. Unter normalen Umständen ist jedenfalls die diageotropische Empfindlichkeit so gering, daß deren Wirkung nicht mehr in der typischen Weise zum Ausdruck kommen kann. Um zu entscheiden, wie sich die Thallusstücke unter dem Einflusse stärkerer Fliehkraft verhalten, wurden junge, Geschlechtsorgane tragende Objekte auf kleinen Glasplatten befestigt, die in Kreuzstellung in der Mitte des Rezipienten angebracht waren. Um zugleich die Wirkung der Schwerkraft zu eliminieren, wurde die Rotationsachse horizontal gelegt. Als Triebkraft dienten Elektro- und Wassermotoren, welche eine Beschleunigung der Fliehkraft von ungefähr 3—4 g lieferten. Den beständig im Rezipienten eingeschlossenen und submers in 0,2 % Nährlösung gehaltenen Pflanzen wurde während der Zeitdauer des Versuches — 2 bis 3 Tage — keine CO_2 zugeführt. Schon nach Verlauf von 24 Stunden kehrte die Mehrzahl der Pflanzen ihre grüne Oberseite und ihre Infloreszenzträger dem Rotationszentrum, ihre farblose Wurzelseite der Peripherie zu. Die Sprosse nahmen die angedeutete Stellung ein, auch wenn sie zu diesem Zwecke eine Torsion ausführen mußten. Die in der Mitte der Scheibe befestigten Pflanzen legten sich nahezu horizontal, mit der Wurzelseite abwärts. Ein in jeder Weise entsprechendes Resultat ergab ein anderer Versuch mit derselben Einrichtung, jedoch unter Lichtabschluß. Mit der Konstatierung, daß hier die diageotrope Stellung hervorgerufen wird, ist aber auch festgestellt, daß weder Lichtabschluß noch allseitige Beleuchtung den geotropischen Reaktionsvorgang überwinden können, und daß

relativ hohe plagiotrope Empfindlichkeit vorwiegend von einer überwiegenden Orientierungswirkung ausgeht. Zweifellos ist aus diesen Versuchen ohne weiteres zu ersehen, daß es sich hier um einen spezifisch verschiedenen Grad der Sensibilität handelt. Unter gewöhnlichen Bedingungen ist also die diageotropische Empfindlichkeit sehr gering. Nur eine verstärkte Fliehkraft kann dieselbe auslösen. Bei der normalen plagiotropen Lage kann demnach Diageotropismus nur eine mäßige Rolle spielen.

Sind die Schlußfolgerungen richtig, so ergibt sich in bezug auf die wesentlichen Richtungsverhältnisse bei *Marchantia* das folgende: die plagiotrope Orientierung ist eine Funktionsbeziehung. Sie wird durch die Beleuchtung beeinflußt und resultiert aus dem Zusammenwirken von Diaphototropismus und negativem Geotropismus. Dem Diageotropismus und dem mit der Dorsiventralität zusammenhängenden, autogen hyponastischen und mit der Beleuchtung variablen epinastischen Krümmungsbestreben kommt nur eine untergeordnete Bedeutung zu. Weit mehr jedoch wird die plagiotrope Stellung von anderen variablen Außenbedingungen, wie Feuchtigkeit usw., beeinflußt.

Im näheren ist aber immer noch unermittelt, wie diese Stimmungswechsel sich abspielen, und durch welche besondere innere, zur Gleichgewichtslage führende, physiologische Vorgänge die Reaktionsfähigkeit bedingt ist.

V. Die Erzeugung von Fortpflanzungsorganen.

Die Frage nach den Ursachen der Sexualität bei *Marchantia* ist nur ungenügend und experimentell fast gar nicht behandelt worden. Den ersten Nachweis, daß bei *Marchantia* die Bildung von Fortpflanzungsorganen infolge bestimmter äußerer Einflüsse erfolgen kann, gibt die Arbeit von Strasburger (29). Er beobachtete, daß bei hinreichender Feuchtigkeit nur sehr wenig Geschlechtsorgane, meist nur Brutknospen erscheinen, daß Geschlechtsorgane jedoch durch Austrocknen in Menge gebildet werden.

Indessen haben die neueren Forschungen, besonders die interessanten Versuche von Klebs (10, 11, 13) als wichtiges Resultat ergeben, daß es durch Kombinationen äußerer Einflüsse gelingt, die Entwicklung gewisser Pflanzen in andere Bahnen zu lenken. Um die Bedingungen und die mögliche Variationsbreite bei *Marchantia* auch in dieser Hinsicht näher festzustellen, und die Frage

zu beantworten, in welchem Grade quantitativ verschiedene Außenfaktoren die Entstehung und Ausbildung der Fortpflanzungsorgane beeinflussen, wurden in den Jahren 1904—1905 einige Versuche ausgeführt und 1905—1906 wiederholt. Es sind speziell die Ergebnisse aus den Jahren 1905—1906, die ich hier unterbreite und der besseren Übersicht wegen in folgender Weise ordne:

1. Der Einfluß verminderter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.
2. Der Einfluß gesteigerter Lichtintensität.
3. Der Einfluß gesteigerter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.
4. Einige anschließende Beobachtungen.
5. Der Einfluß des Überganges aus Luft in Wasser.
6. Der Einfluß farbigen Lichtes.
7. Die fortdauernde Einwirkung der Bedingungen, unter denen entweder vegetatives Wachstum oder geschlechtliche Fortpflanzung eintritt.
8. Die Entstehung der Sexualität.

Für die vorliegende Untersuchung kamen Pflanzen zur Verwendung, welche sich nur auf vegetativem Wege vermehrt hatten. Die Marchantien standen schon seit drei Jahren unter ständiger Kontrolle im Treibhaus an einem feuchten, etwas schattigen Standort und stammten ursprünglich aus einem Walde und aus Schluchten und Mooren in der Nähe von Ann-Arbor. An diesen verschiedenen Standorten der Umgebung zeigt *Marchantia* manche Eigentümlichkeiten, die sie von anderen Pflanzen derselben Art unterscheiden, und welche den Einflüssen der verschiedenen äußeren Bedingungen entsprechen. Soweit ich die Pflanzen beobachtete, waren sie ausnahmslos frei von Mykorrhizen (Garjeanne, 4). Die mehr oder minder deutlichen Variationen, welche sehr oft vorkommen (vgl. Kamerling, 9), betreffen zum Teil die Größe, Dicke, Verzweigung, zum Teil auch die Farbe der Sprosse und die Größe der Brutkörbchen und geschlechtlichen Fortpflanzungsorgane. Besonders ist dies der Fall bei Marchantien, welche den Mooren, dem feuchten Walde und den Kalksteinen der Schluchten entstammen. Nach meinen Beobachtungen sind diese Verschiedenheiten größtenteils auf äußere Einflüsse, wie Intensität des Lichtes, Feuchtigkeitsgehalt der Luft, Nährstoffe usw. zurückzuführen. In der Tat sind solche Unterschiede, soweit sie vom Standorte abhängen, nur von kurzer Dauer. Denn bei kräftiger Ernährung und günstigen konstanten Bedingungen,

wie sie zB. im Treibhaus zu finden sind, können die jeweiligen Merkmale schon nach einigen Monaten verloren gehen. Diese Unterschiede machen sich besonders in der Anlage und Entwicklung der Geschlechtsorgane geltend.

Da die im Treibhaus herrschenden Verhältnisse ziemlich unverändert bleiben, ist es leicht erklärlich, warum an solchen Orten bei *Marchantia* im allgemeinen Geschlechtsorgane fehlen. Die üppige Ausbreitung über den Boden, das rasche Wachstum der Rasen, die reiche Verzweigung der Thallome und die reichliche Bildung von Brutkörbchen beweisen zur Genüge, daß sich die Pflanzen unter den für ihre vegetative Vermehrung günstigsten Bedingungen befinden. So lange keine Eingriffe in diese normalen Verhältnisse erfolgen, ist das Wachstum der Sprosse einförmig; sie vermehren sich, wie gesagt, nur ungeschlechtlich durch Brutknospen (Textfig. 2). Anders dagegen verhalten sich die Pflanzen, wenn eine Änderung der herrschenden äußeren Faktoren erfolgt. Durch diese Abänderungen kann entweder die Bildung der Fortpflanzungsorgane erzwungen oder verhindert werden. Die Bedingungen, welche die Änderungen bewirken, unterscheiden sich anscheinend nur in quantitativer Hinsicht, wie die folgende Besprechung der Versuche erweisen wird.

1. Der Einfluß verminderter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.

Die mir zur Verfügung stehenden Kulturen waren jedenfalls in gutem Zustande, denn in den Jahren, in welchen ich die betreffende Art untersucht habe, und speziell in den Kontroll-Kulturen, ließen sich keine besonderen Unterschiede an den verschiedenen Individuen nachweisen. Die Sprosse wurden am 31. Januar 1905 teils isoliert, teils dicht in einen Kasten und auf Schalen verpflanzt. Der Kasten war 45 cm lang, 30 cm breit und 18 cm tief, wurde einige cm hoch mit gut gedüngter Gartenerde gefüllt und mit einer Glasscheibe bedeckt. Die Schalen hatten einen Durchmesser von 15 cm, waren 2,5 cm tief und mit Sand gefüllt. Der Lichtunterschied wurde durch dünnes, weißes Tuch bewerkstelligt, mit welchem der Standort der Kulturen entsprechend bedeckt wurde. Die Temperatur schwankte an hellen Tagen zwischen 18—25 ^{0} C.; in der Nacht sank sie gewöhnlich auf 14—16 ^{0} C. Die Thallusstücke, welche ich zu diesen Versuchen benutzte, waren durchschnittlich 26 $\times$ 5 und 30 $\times$ 6 mm groß. Die Zahl der Brutkörbchen betrug 2—3. Am

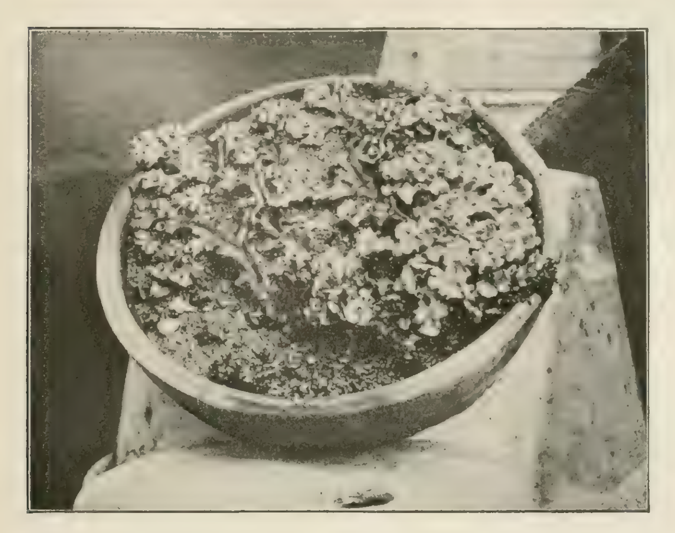


Fig. 2.

Kontroll-Kultur auf Gartenerde; normal; im Treibhaus kultiviert.



Fig. 3.

Entwicklung eines seit 31. Januar 1905 im Schatten und feucht gehaltenen kleinen Pflänzchens; photogr. am 5. April 1905.

5. April hatten die isoliert gestellten Pflanzen bereits eine Länge von 7,5 cm und eine Breite von 1,7 cm. Sie richteten sich etwas vom Boden auf und stellten ihre 20—30 mm langen Rhizoiden mehr oder weniger senkrecht zur Unterseite. Besonders auffallend war das tiefe Grün, das Fehlen von Brutkörbchen und die reiche, regelmäßige, fast dichotome Verzweigung der Thalluslappen (Textfig. 3, S. 275). Wurden Sprosse benutzt, auf welchen Anfangsstadien von Antheridienständen zu bemerken waren, so entwickelten sich die Sprosse unbehindert rein ungeschlechtlich und ohne Brutkörbchenbildung weiter. Waren die Antheridienstände bereits kurz gestielt, so konnte eine Hemmung ihrer weiteren Entwicklung nicht bewirkt werden. Eine Neubildung von Brutkörbchen oder Geschlechtsorganen fand jedoch nicht statt. In der sonstigen Entwicklung ließen sich keine weiteren Unterschiede erkennen.

Die Exemplare, welche isoliert auf Sand denselben Bedingungen ausgesetzt waren, ließen verschiedene Verzweigungsgrade erkennen, die Abstände waren aber durchweg gering geblieben. Die Länge der Sprosse betrug gewöhnlich 9 × 1,1 cm; ihre Farbe war hellgrün. Brutkörbchen und Fortpflanzungsorgane fehlten, auch bei den Pflanzen, welche anfangs Antheridienstände als kleine, kegelförmige Papillen führten. Sprosse, welche vorher durch intensive Entwicklung von Brutkörbchen ausgezeichnet waren, produzierten anfangs nur sehr kleine, unbedeutende Becher, späterhin jedoch gar keine mehr.

Die Versuche, welche unter den angegebenen Bedingungen an dichten *Marchantia*-Rasen angestellt wurden, gaben dasselbe Resultat, einerlei, ob sie sich auf Gartenerde oder auf Sand befanden. Auffällige Verschiedenheiten konnten nicht festgestellt werden; nur der Zeitpunkt, in dem die Wachstumsänderung auftrat, war ein späterer, und es entwickelten sich anfangs die Brutkörbchen ohne besondere Größenabnahme und ohne Verringerung der Zahl ihrer Brutkörper.

2. Der Einfluß gesteigerter Lichtintensität.

Zu diesen Versuchen benutzte ich Material und Schalen, wie oben beschrieben; die Kasten waren 45 cm lang, 45 cm breit und 12,5 cm tief. Am 18. Januar 1905 wurden die Pflanzen an einen hellen Standort versetzt, der den Tag hindurch von der Sonne beleuchtet wurde, und zu dem das diffuse Licht von allen Seiten frei zutreten konnte. Die Temperatur in der Sonne wurde täglich vier-

mal abgelesen: um 8 Uhr morgens, um 2 Uhr nachmittags, um 5 Uhr und 9 Uhr abends. Im allgemeinen betrug die Temperatur 20—25° C., doch schwankte sie am Tage manchmal sehr stark zwischen 30—38° C., in der Nacht sank sie bisweilen auf 14° C. Die Temperatur-Unterschiede während des Tages zwischen der Luft in den Kästen, den Schalen und im Treibhaus waren jedoch wenig beträchtlich — bei direkter Sonnenbeleuchtung kaum mehr als 5—6° C. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft im Treibhaus war gewöhnlich relativ hoch. Stets wurde Sorge dafür getragen, die Erde in den Kasten und Schalen gleichmäßig feucht zu halten.



Fig. 4.
Kultiviert unter Einfluß erhöhter Lichtwirkung.

Die auf Gartenerde isolierten Pflanzen, welche dem einleitend beschriebenen schattigen Standort entstammten und anfangs keine Brutkörbchen aufwiesen, entwickelten solche schon nach den ersten zwei Wochen in großer Zahl und beträchtlichem Durchmesser. Am 18. März waren die ersten Anfänge der Infloreszenzträger bereits sichtbar. Am 5. April hatten sämtliche Sprosse je 3—5 Blütenstände, welche durchweg eine Höhe von 12 mm erreichten. Antheridien- und Archegonienstände entwickelten sich in fast gleicher Zahl.

Werden dagegen die auf Sand versetzten *Marchantia*-Sprosse dem Lichte ausgesetzt, so ist die Wirkung etwas tiefergreifend.

Die Thallusstücke, welche dem schattigen und dem normalen Standorte entstammten, zeigten frühzeitig zahlreiche große Brutkörbchen. Am 15. März wurden die ersten Papillen bemerkt. Die Lappen strekten sich jetzt viel weniger; sie wuchsen langsam bis auf 4,5 × 1,2 cm, bezw. 5 × 0,8 cm. Die Verzweigung war unregelmäßig und reduziert, die Farbe der Sprosse etwas dunkelgrün. Am 8. April erreichten die Antheridienstände eine Länge von 8 bis 12 mm; ihre Rezeptakeln hatten einen Durchmesser von 7—9 mm. Die Archegonienstände hatten dieselben Höhen und Breiten, doch erfolgte ihre Bildung und Entwicklung gewöhnlich einige Wochen später.

Dieselben Folgerungen, welche sich bei der Untersuchung der isoliert erwachsenen Pflanzen ergeben, gelten auch für Sprosse, welche am Standort dicht beieinander wachsen. Anfangs Brutkörbchen und bald darauf Bildung von Geschlechtsorganen, das ist die allgemein geltende Regel. Dieses Resultat war auch bei den kleinsten und jüngsten Thalluslappen zu erzielen, selbst wenn sie kaum eine Größe von 2 × 0,7 cm erreicht hatten. Sehr häufig gehen die Sprosse ohne Brutkörbchenbildung direkt zur Bildung von Geschlechtsorganen über. Die auf Gartenerde versetzten Pflanzen sind gewöhnlich kräftiger, auch dunkler grün. Das Assimilationsgewebe zeigt eine bedeutende Entwicklung. Die Spaltöffnungen der Luftkammern sind etwas größer. Auch hier fordert die Bildung der weiblichen Infloreszenzen eine längere Lichtwirkung.

3. Der Einfluß erhöhter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.

In den beiden ersten Jahren glaubte ich der Trockenheit die spezifische Rolle bei der Anlage und Entwicklung von Fortpflanzungsorganen zuschreiben zu müssen. Aber selbst in erhöhter Feuchtigkeit in Verbindung mit starker Lichtintensität ließen sich die Pflanzen zur Bildung von Infloreszenzen veranlassen. Wenn *Marchantia*-Kästen, welche mit einer Glasscheibe bedeckt und feucht gehalten sind, an einen hellen Standort gebracht werden, entwickeln sich die anfangs rein vegetativen oder nur Brutkörbchen tragenden Sprosse innerhalb 3 Monaten zu geschlechtlichen Lappen. An ungefähr 173 Pflanzen waren 85% ♂ und 3% ♀ Sprosse. Für die Anlage und Entwicklung der Archegonienstände kommt auch hier wieder eine längere Dauer der Lichtwirkung und vor allem eine größere Lichtintensität in Betracht.

4. Einige anschliesende Beobachtungen.

In bezug auf die Bedeutung des Einflusses äußerer Verhältnisse möchte ich hier noch folgende Beobachtungen anführen: Das Längenwachstum der Infloreszenzstiele wird durch größere Feuchtigkeit sehr gesteigert. Die Blütenstände erreichen eine Länge von 6 bis 8 cm. Ganz ähnlich verhalten sich die Stiele in schwachem Licht. Dagegen wirken starke Beleuchtung und trockene Luft hemmend auf das Längenwachstum (S. 278).

Ebenso instruktiv sind die Beobachtungen über die Verzweigungsart der *Marchantia*-Sprosse. Bei geringer Lichtintensität in Verbindung mit großer Feuchtigkeit wächst der Thallus nahezu gabelig dichotom; bei starker Lichtintensität wird er sympodial. Werden dichotom gewordene Pflanzen in größere Helligkeit oder geringere Feuchtigkeit gebracht, so kehren sie zur alten Verzweigungsart zurück.

Dieselbe Erscheinung beobachtet man auch bei dem Übergange der rein vegetativen zur generativen Wachstumsweise. Gewöhnlich gabelt sich ein Scheitelpunkt zweimal, ehe ein fertiler Sproß angelegt wird. Von den vorhandenen Scheiteln ist es meist der innere, welcher zum Antheridien- oder Archegonienstand wird. Der äußere, sterile Gabelzweig überwächst sehr bald den fertilen Laubteil und setzt infolgedessen den Thallus sympodial fort. Eine Gesetzmäßigkeit läßt sich dabei jedoch nicht erkennen, denn die Blütenstände erscheinen oft regellos über den ganzen Thallus verteilt.

Auch das Erscheinen der Spaltöffnungen hängt wesentlich von der Intensität des Lichtes ab. Werden junge Pflänzchen oder Brutkörper unter dem Einfluß schwachen Lichtes und feuchter Luft belassen, so ist nur geringes Wachstum zu beobachten. Die Bildung der Luftkammern kann monatelang — in einzelnen Versuchen 2 bis 3 Monate — unterbleiben.

5. Der Einfluß des Überganges aus Luft in Wasser.

Die Pflanzen, der ich mich bei diesen Versuchen bediente, zeichneten sich durch reiche Verzweigung und große Brutkörbchen aus. Einige hatten Geschlechtsorgane in verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Sprosse wurden am 23. Januar 1905 in eine große, mit 0,1 % Knop-Lösung gefüllte Kristallisierschale versetzt und an einen schattigen Platz gestellt. Nach 14—18 Tagen ließ sich konstatieren, daß die neuentwickelten Brutkörbchen auffallend klein

blieben. Eine weitere Neuanlage von Brutkörbchen, ferner eine Weiterentwicklung der vorhandenen, kleinen, papillenartigen Infloreszenzen fand nicht statt. Die Sprosse verhielten sich rein vegetativ.

Dagegen beobachtete ich Brutkörbchenbildung, sobald Kristallisierschalen mit solchen untergetauchten Pflanzen eine Zeitlang dem Licht ausgesetzt wurden.

Einleitend ist bereits bemerkt worden, daß künstlich im Wasser untergetauchte Thallusstücke eine Zeitlang keine besonderen Unterschiede im Wachstum gegen früher wahrnehmen lassen. Die später gebildeten Sprosse sind jedoch schmäler, die Luftkammern lang und weniger zahlreich, die Verzweigung der Sprosse ist reduziert, Rhizoiden sind sehr spärlich vorhanden und legen sich längs der Unterseite an. Auf feuchten Boden versetzt und an einen schattigen Standort gebracht, wachsen solche Sprosse in derselben Weise weiter, wie es oben für diese Bedingungen angegeben wurde, sie verhalten sich der erhöhten Lichtwirkung gegenüber in entsprechender Weise.

6. Der Einfluß farbigen Lichtes.

Zu diesen Versuchen benutzte ich kleine Kästen von 25 cm Länge, 20 cm Breite und 12,5 cm Höhe, welche mit roten und blauen Glasscheiben bedeckt waren. Die spektroskopische Untersuchung des benutzten roten Glases zeigte, daß Rot und Orange deutlich durchgelassen und alle stärker brechbaren Strahlen völlig absorbiert wurden. Das blaue Glas ließ Grün, Blau und Violett durch, absorbierte aber Orange und Rot. Das Resultat der Versuche im blauen und im roten Licht stimmte im wesentlichen mit jenem überein, das durch den Einfluß erhöhter Lichtwirkung erzielt wurde. Junge Pflanzen von schattigen und normalen Standorten wurden am 1. Februar 1904 in die Kästchen verteilt. Am 16. März zeigte die größere Zahl der Sprosse kleine Papillen. Am 18. April zählte ich im blauen Licht 54 Thallusstücke, unter diesen waren 28 ♂ und 16 ♀ Sprosse. Von 13 auf Sand verpflanzten Sprossen schritt keiner zur Bildung von Geschlechtsorganen. Brutkörbchen waren nicht vorhanden.

In den Versuchskästchen für rotes Licht entwickelten sich 50 Thallusstücke mit 24 ♂ und 25 ♀ Sprossen. Von 13 auf Sand verpflanzten Sprossen kamen 5 zur Bildung von Antheridienständen. Bemerkenswert war die relativ schwache Entwicklung der Sprosse. Die Lappen wiesen mancherlei Verkümmerungserscheinungen auf.

Sie zeigten eine Abnahme der Breite, Abschwächung der grünen Färbung, und reduzierte Verzweigung. Bei den auf Sand erwachsenen Marchantien sind diese Unterschiede auffälliger.

Trotz genauer Beobachtung möchte ich mich jedoch über die Tragweite der zwei letztgenannten Versuchsreihen — den Einfluß des farbigen Lichtes und den des Überganges aus Luft in Wasser — vorläufig noch nicht weiter aussprechen. Eine gewisse Schwierigkeit der Beurteilung liegt zum Teil darin, daß die Versuche nur einmal ausgeführt, zum Teil in dem Umstande, daß für dieselben die Kontrollpflanzen aus Versehen mit benutzt wurden.

7. Die fortdauernde Einwirkung der Bedingungen, unter denen entweder vegetatives Wachstum oder geschlechtliche Fortpflanzung eintritt.

Wenn wir jetzt zur Frage übergehen, wie lange die Pflanzen unter genannten Bedingungen ihr Wachstum ungehindert rein vegetativ oder geschlechtlich fortsetzen können, so ist zunächst hervorzuheben, daß sich unter konstanten äußeren Verhältnissen, wie sie im Treibhaus zu finden sind, die Mehrzahl der Sprosse während der ganzen Zeitdauer der Untersuchung konstant verhielt. Besonders ist dies mit Marchantien der Fall, wenn dieselben unter dem Einfluß verminderter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit stehen. Auch unter dem Einfluß gesteigerter Lichtintensität treten fast bei sämtlichen Pflanzen die Geschlechtsorgane regelmäßig auf (Fig. 1 und 2, Tafel IV), als notwendige Folge des durch äußere Faktoren beeinflußten Entwicklungsganges. Die Versuche sind wiederholt mit Erfolg ausgeführt worden und erstreckten sich auf die Dauer von 9—11 Monaten. In diesem Jahre (1906) erzielte ich am 2. Januar Infloreszenzträger an geschlechtlichen Sprossen, welche Ende Oktober in der Nähe des botanischen Gartens gesammelt und Anfang November im Treibhaus erhöhter Lichtwirkung ausgesetzt worden waren.

8. Die Entstehung der Sexualität.

Über die Ursachen, welche der Entstehung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane bei *Marchantia* zugrunde liegen, habe ich wenig ermitteln können. Es ist mir bisher nicht gelungen, die Sprosse nur zur Antheridienbildung oder allein zur Archegonienbildung zu veranlassen, abgesehen von der erwähnten Tatsache, daß bei erhöhter Lichtwirkung die männlichen Infloreszenzträger früher als die weiblichen auftreten.

Es sei auch nur beiläufig erwähnt, daß das Geschlecht dieser Pflanzen bereits in den Brutknospen fest bestimmt zu sein scheint. Durch den Einfluß gesteigerter Lichtintensität gelang es mir, bei Brutkörpern männlicher Pflanzen schon $2^1/_2$ Monate nach der Aussaat die Erzeugung von Antheridienständen zu erzielen. Einige der Pflänzchen hatten eine Größe von nur 7 mm × 2 mm. Sie waren einem Farnprothallium ähnlich und hatten je einen kleinen Antheridienstand von 6—8 mm Höhe.

VI. Die Befruchtung.

Zur Frage nach den Bedingungen, unter denen die Befruchtung der Marchantien vor sich geht, habe ich folgendes mitzuteilen. Die Angaben von Strasburger (29) und Goebel (6) sind zutreffend. Nähere Untersuchungen ließen erkennen, daß die Geschlechtsorgane erst dann die Reife erreichen, wenn die Stiele bedeutend ausgewachsen und verlängert sind. Die Entstehung der Stiele findet gleichzeitig mit der Anlage der Geschlechtsorgane statt. Das Öffnen der reifen Antheridien erfolgt zuweilen am frühen Morgen, wenn die Pflanzen vom Tau benetzt sind; es gelingt die Befruchtung dann, wenn die Archegonien- und Antheridienstände dicht nebeneinander wachsen. Doch gewöhlich erfolgt die Befruchtung während eines Regens, durch Tropfen, die auf die Scheiben der Antheridienstände fallen und ein Entleeren der reifen Antheridien zur Folge haben. Der ganze Inhalt derselben erscheint als weißes Wölkchen in den Wassertropfen auf der Scheibe. Die Spermatozoiden werden außerhalb des Rezeptakulums, durch Auflösung der sie einschließenden Wandungen der Mutterzellen (Ikeno 8) frei. Ihre Überführung zu den Archegonien geschieht durch das Verspritzen solcher Tropfen, wobei sie auf die weiblichen Pflanzen gelangen und von der unteren Seite der Schirmstrahlen chemotaktisch (Lidfors 17) angezogen werden. Die Entwicklung des Sporogons dauert 5—7 Wochen.

Die Befruchtung geschieht besonders reichlich in Rasen, in denen männliche und weibliche Sprosse dicht durcheinander wachsen. Doch wurden wiederholt fruktifizierende weibliche Pflanzen weit entfernt von ♂ Sprossen gefunden. Es ist klar, daß Regentropfen in diesen Fällen nur noch ausnahmsweise die Vermittler der Befruchtung sind. Solche Rasen waren gewöhnlich an Orten anzutreffen, welche bei hohem Wasserstande zeitweilig untergetaucht

vegetierten. Es ist wohl möglich, daß auf diese Weise Spermatozoiden auf die weiblichen Pflanzen hinübergeschwemmt werden. Daß Tiere die Übertragung der Spermatozoiden besorgen, wie Kienitz-Gerloff, Goebel, Bolleter (1) u. a. für andere Pflanzen angenommen haben, konnte nicht konstatiert werden.

Da Parthenogenese keine seltene Erscheinung bei Pflanzen ist, so glaubte ich, jenem Phänomen auch für meine Fragestellung Gewicht beilegen zu sollen. Untersuchungen in dieser Hinsicht wurden im Jahre 1903 angestellt, und zwar an Sprossen, welche ich durch Erhöhung der Lichtintensität zur Anlage und Entwicklung von Archegonienständen nötigte. In vereinzelten Fällen wurde diese Form der ungeschlechtlichen Vermehrung bis zu einem gewissen Stadium künstlich erzeugt. Doch die bisherigen Beobachtungen sind so zweifelhaft, die Einwirkung der benutzten Nährlösungen war so verschieden, daß die Vermehrung durch natürliche Parthenogenese noch nicht konstatiert ist.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Wurzelhaarbildung der Brutkörper wird speziell durch Feuchtigkeit beeinflußt. Eine Einwirkung der Schwerkraft und des Lichtes läßt sich fast gar nicht erkennen.

2. Das Alter der Brutkörper kommt als wichtiges Moment für die Entwicklungsvorgänge in Betracht. Individuelle Unterschiede beruhen größtenteils auf der „Reife“ der Brutknospen.

3. Die Dorsiventralität ist schon 10—20 Stunden nach der Aussaat fixiert und beruht auf wechselseitiger Beziehung zwischen bestimmend mitwirkenden, äußeren Faktoren und inneren „Reife“-Bedingungen.

4. Die plagiotrope Lage ist eine Funktionsbeziehung, die durch Beleuchtung beeinflußt wird und aus dem Zusammenwirken von Diaheliotropismus und negativem Geotropismus resultiert. Diageotropismus sowie den mit der Dorsiventralität verbundenen, autogen hyponastischen und den mit der Beleuchtung variablen epinastischen Krümmungsbestrebungen kommt nur eine unbedeutende Rolle zu. Feuchtigkeits- und andere variable Standortsverhältnisse kommen weit mehr in Betracht.

5. Unter gewöhnlichen Treibhaus-Bedingungen vermehrt sich *Marchantia* nur ungeschlechtlich durch Brutkörper. Bei Ver-

ringerung der Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit kommt weder Brutkörperbildung noch die Anlage von Geschlechtsorganen zustande.

6. Bei Steigerung der Lichtintensität und in direkter Beleuchtung bilden sich die Fortpflanzungsorgane sehr zahlreich, selbst in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.

7. Eine höhere Lichtintensität und eine längere Wirkungsdauer derselben sind eine notwendige Bedingung für die Bildung von Fortpflanzungsorganen. Gewöhnlich erscheinen zuerst die männlichen, etwas später die weiblichen Organe.

8. Dasselbe Resultat wird durch den Einfluß farbigen Lichtes — Rot und Blau — erzielt.

9. Übergang aus Luft in Wasser inhibiert die Bildung von Brutkörbchen und Fortpflanzungsorganen.

10. Bei konstanten Bedingungen, unter denen vegetatives Wachstum eintritt, verhalten sich die Thallusstücke rein vegetativ. Brutkörbchen und Fortpflanzungsorgane kommen nicht zur Entwicklung.

11. Bei konstanten Bedingungen für Fortpflanzungstätigkeit bilden die Thallusstücke Geschlechtsorgane.

12. Der Einfluß solcher Kombinationen, wie zB. Mangel oder Anhäufung an Nährstoffen und dichtes Wachstum der Individuen, ist anscheinend unbedeutend. Diese Bedingungen sind nicht so einflußreich wie Licht oder Feuchtigkeit und schattiger Standort.

13. Jede Geschlechtsform bringt Brutkörper mit der ihr eigenen Geschlechtstendenz hervor.

14. Längenwachstum der Infloreszenzstiele, Verzweigungsart der Sprosse, das Erscheinen von Spaltöffnungen, hängen wesentlich von der Einwirkung äußerer Verhältnisse ab.

15. Die Befruchtung erfolgt meist während eines Regens durch Verspritzen des auf der männlichen Infloreszenz befindlichen Wassers.

16. Natürliche Parthenogenese kommt nicht vor.

Zum Schluß sei noch kurz auf Folgendes hingewiesen: Gehen wir von der Voraussetzung aus, daß ein *Marchantia*-Brutkörper ein embryonales Gewebe darstellt, so gelangt man durch die vorliegenden Versuche zur Anschauung, daß jedes Merkmal in der Entwicklung des Brutkörpers sich mehr oder weniger in räumlich und zeitlich getrennte Vorgänge auflösen läßt. Die Möglichkeit der Zerlegung

und Umänderung beruht, wie Klebs (12) so scharf hervorgehoben hat, darauf, daß diese Merkmale und Vorgänge durch äußere mitwirkende Einflüsse bedingt werden, und sich mit Änderung der Außenfaktoren ändern. Die Veränderungen und zugleich die Wechselwirkungen, welche in der Pflanze als spezifische innere Bedingungen der Entwicklungsvorgänge maßgebend sind und sich durch entsprechende vorhergehende Behandlung bis zu einem bestimmten Grade regulieren lassen, werden durch weitere Untersuchungen zu kennzeichnen sein.

Universität Michigan, Ann Arbor, Juni 1906.

Literatur-Verzeichnis.

1. Bolleter, E., *Fegatella conica* (L.) Corda. Bot. Centralbl. (Beihefte), 1905, XVIII, 327—408.
2. Czapek, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, XXXII, 175—308.
3. Frank, A. B., Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig, 1870.
4. Garjeanne, Über d. Mykorrhiza d. Lebermoose. Bot. Centralbl. (Beihefte), 1903, XV, 471—482.
5. Goebel, K., Zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, II, 1880, S. 529.
6. — Organographie der Pflanzen. Jena, 1898—1901.
7. Hofmeister, Vgl. Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. 1851.
8. Ikeno, S., Beiträge zur Kenntnis der pflanzl. Spermatogenese: Die Sperm. von *Marchantia polym.* Bot. Centralbl. (Beihefte), 1903, XV, 65—88.
9. Kamerling, Z., Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora, 1897, 84, 1—68.
10. Klebs, G., Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Centralbl., 1893, XIII, 641—656.
11. — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, 1896.
12. — Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena, 1903.
13. — Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot., 1905, XLII, 155—320.
14. Kny, L., Die Entwicklung der Parkeriaceen. Nova Acta d. Leopoldin. Acad., 1875, Bd. 37.
15. — Bau und Entwicklung von *Marchantia polym.* Sonderabdruck a. d. Text d. VIII. Abt. d. bot. Wandtaf., 1890.
16. Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. Jena, 1881.
17. Lidfors, B., Über die Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, XLI, 65—87.
18. Lohmann, J., Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. Bot. Centralbl. (Beihefte), 1903, XV, 215.

19. Mirbel, M., Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha*. Mém. de l'acad. d. sci. de l'inst. de France. 1835, p. 17 ff.

20. Němec, B., Die Mykorrhiza einiger Lebermoose. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1899, XVIII, 311.

21. Pfeffer, W., Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. 1874, I, 77—98.

22. — Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, 1885, I, 483—535.

23. — Pflanzenphysiologie, II. Leipzig, 1904, S. 680.

24. Prescher, Die Schleimorgane bei den Marchantiaceen. Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss., Wien, Math.-Naturw. Cl., 1882, LXXXVI, I. Abt., 132—158.

25. Ruge, G., Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora, 1893, LXXVII, 279—312.

26. Sachs, J., Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, 1879, II, 226—284.

27. Schiffner, Hepaticae. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.

28. Schostakowitch, W., Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora, 1894, LXXIX, 350—384.

29. Strasburger, E., Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei *Marchantia polym.* Jahrb. f. wiss. Bot., 1870, VII, 409—422.

30. Underwood, L., M., Notes on the Hepaticae, I. Bot. Gaz., 1888, XIV, 191—198.

31. — The Evolution of the Hepaticae. Bot. Gaz. 1894, XIX, 347.

32. — Distribution of the N. Amer. Marchantiaceae. Bot. Gaz., 1895, XX, 20—59.

33. Vöchting, Über Regeneration der Marchantiaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1885, XVI, 367—414.

34. Zimmermann, A., Über die Einwirkung des Lichtes auf den *Marchantia*-Thallus. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg, 1882, II, 665—669.

Figuren-Erklärung.

Tafel IV. Photogr. Aufnahmen von F. J. Dunbar.

Fig. 1. Anfang Oktober 1905 dem Einfluß konstanter Bedingungen für Fortpflanzungstätigkeit ausgesetzt. Photogr. 28. Dezember 1905.

Fig. 2. Anfang Oktober 1905 dem Einfluß konstanter Bedingungen für Fortpflanzungstätigkeit ausgesetzt. Photogr. 28. Dezember 1905. Die rechte Seite des Kastens erhielt eine stärkere Beleuchtung, dementsprechend sind hier die Pflanzen in der Bildung von Archegonienständen weiter fortgeschritten.

Fig. 2b. Dasselbe Objekt. Photogr. 10. April 1906. Siehe Text S. 281.

Fig. 3. Veränderung der phototropischen Stimmung: Krümmungserscheinung am *Marchantia*-Thallus, dessen Oberseite dem von unten einfallenden Licht zugekehrt ist. Siehe Text S. 271.

Fig. 4. Entwicklung der Brutkörper von *Marchantia polymorpha* unter allseitig gleicher Beleuchtung auf dem Klinostaten. Siehe Text S. 262.

Fig. 5. Klinostaten-Experimente. Rechts Uhrwerk mit starker Feder, links Uhrwerk mit fallendem Gewicht.

Abtötungs- und Ringelungsversuche an einigen Holzpflanzen.

Von

A. Ursprung.

Nachdem ich früher[1]) an einigen wenigen Kraut- und Holzpflanzen die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen nachgewiesen hatte, unterwarf ich nachher die Buche einer eingehenderen Untersuchung[2]), durch welche die früheren Resultate bestätigt und neue Aufschlüsse gewonnen wurden. Schon die ersten Studien hatten jedoch ergeben, daß das Verhalten verschiedener Pflanzen ein recht abweichendes sein kann, und daß daher vorläufig eine Verallgemeinerung ausgeschlossen ist. Es machten sich nun vor allem zwei Bedürfnisse geltend; die Untersuchungen mußten in die Tiefe und in die Breite geführt werden. Der ersten Forderung suchte ich vorläufig durch die Arbeit über *Fagus* einigermaßen nachzukommen. Zur Erfüllung der zweiten Forderung bildet diese Abhandlung einen kleinen Beitrag. Sie enthält die Resultate von Experimenten, die im Sommer 1906 an einer größeren Zahl von Holzgewächsen ausgeführt worden sind. Infolge hindernder äußerer Umstände konnten die Versuche nicht die beabsichtigte Ausdehnung erhalten.

Die Methoden sind im wesentlichen dieselben wie früher. Die Versuche wurden im Wald ausgeführt, alle Teile der Pflanzen, von denen keine Veränderungen angegeben wurden, blieben vollständig unversehrt. Die Stämmchen oder Äste wurden auf eine kürzere oder längere Strecke mit Dampf abgetötet, indem man durch ein

1) A. Ursprung, Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Beih. z. Bot. Centralbl., 1904, S. 147.

2) Derselbe, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1906, S. 503.

Rohr, das um die abzutötende Strecke herumgelegt war, eine Viertel- bis eine halbe Stunde lang Wasserdampf leitete. Das Rohr selbst hatte den früher[1]) geschilderten Bau und stand in verschiedenen, längeren und kürzeren Exemplaren zur Verfügung. Oft wurde übrigens auch, wenn die zu tötende Strecke kurz war, ein einfacher aus Holz gefertigter Apparat oder das früher[2]) beschriebene Gabelrohr verwendet. Hand in Hand mit den Abtötungsversuchen ging die mikroskopische Untersuchung der abgetöteten und angrenzenden Partie. Gewöhnlich wurden auch Ringelungsversuche ausgeführt, da dieselben, wie die Erfahrungen an *Fagus* gelehrt hatten, oft wertvolle Beiträge liefern.

Die Untersuchungen erstrecken sich auf die folgenden Arten: *Larix decidua*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Pinus strobus*, *Abies alba*, *Prunus avium*, *Viburnum lantana*, *Lonicera xylosteum*, *Sorbus aucuparia*, *Sorbus aria*, *Cornus sanguinea*, *Salix caprea*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer campestre*, *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus montana*, *Populus alba*, *Quercus robur*, *Robinia pseudacacia*.

Ich lasse nun der Reihe nach die Beschreibung der an den einzelnen Arten angestellten Versuche folgen.

1. *Larix decidua.*

Sämtliche Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die einen halben bis zwei Meter über dem Boden inseriert waren. Die Resultate sind tabellarisch zusammengestellt. Tabelle 1 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf. Es wurde jeweils angegeben die Länge des Zweiges, die Zahl der Nadelbüschel über der toten Strecke, die Länge der abgetöteten Strecke, die Lage der abgetöteten Strecke, der Zeitpunkt der Versuchsanstellung und der Verlauf des Versuches.

Diese Versuche zeigen, daß bei partieller Abtötung die über der toten Strecke liegenden Nadeln nach kürzerer oder längerer Zeit dürr werden. Die Nadeln bleiben unter sonst gleichen Umständen um so länger turgeszent, je kürzer die tote Strecke ist. Bei einer Länge der toten Strecke von 80 cm konnten sie nach 10 Tagen, bei 10 cm Länge nach 14 Tagen, bei 3 cm Länge sogar nach anderthalb Monaten noch turgeszent sein.

---

1) A. Ursprung, a. a. O., Beih. z. Botan. Centralbl., S. 156.

2) Derselbe, a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., 1906, S. 532.

Tabelle 1.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der abgetöteten Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,5 m	400	80 cm	0 m	28. V.	Nadeln nach 10 Tagen noch turgeszent, nach 14 Tagen halbdürr; die sofort ausgeführte anatomische Untersuchung zeigte sehr wenig Verstopfungen.
1,7 „	10	80 „	0 „	28. V.	Nadeln nach 10 Tagen etwas welk, nach 14 Tagen halbdürr, nach 19 Tagen dürr.
1,4 m	130	10 cm	0,7 m	2. V.	Die Nadeln blieben 14 Tage vollständig normal, hierauf verfärbten sie sich etwas und waren nach 30 Tagen halbdürr.
1,4 „	170	10 „	0,8 „	2. V.	Die Nadeln blieben 1 Woche normal, begannen hierauf sich zu verfärben und waren nach 30 Tagen halbdürr, nach 36 Tagen dürr.
1,1 „	170	10 „	0 „	2. V.	Die Nadeln blieben 1 Woche normal, begannen hierauf schwach zu welken und waren nach 30 Tagen halbdürr. Die anatomische Untersuchung ergab keine Verstopfungen.
1,2 „	120	10 „	0 „	2. V.	Verhalten wie im vorigen Fall. Die Nadeln waren nach 36 Tagen dürr. Die anatomische Untersuchg. ergab dasselbe Resultat.
1,7 m	420	10 cm	0 m	28. V.	Die Nadeln blieben 14 Tage normal, nach 19 Tagen waren sie halbdürr.
1,5 „	10	10 „	0 „	28. V.	Die Nadeln blieben 1 Woche normal, nach 10 Tagen waren sie welk, nach 14 Tagen halbdürr, nach 19 Tagen dürr.
0,7 m	130	3 cm	0 m	25. VI.	Nach 7 Wochen begannen die Nadeln zu welken, nach 8 Wochen waren sie dürr.
0,9 „	10	3 „	0 „	25. VI.	Nach 6 Wochen begannen die Nadeln zu welken, nach 7 Wochen waren sie dürr.

Der Einfluß der Größe der transpirierenden Fläche, der bei den früher mitgeteilten Versuchen mit *Fagus*[1]) deutlich aufgefallen war, ist auch hier wieder zu erkennen. Aus einer Vergleichung der drei korrespondierenden Zweigpaare geht hervor, daß unter sonst gleichen Umständen die Nadeln etwas länger frisch blieben, wenn sie in größerer Zahl vorhanden waren. Bei kurzer toter Strecke war dies auch bei *Fagus* der Fall, bei der Abtötung auf 80 cm welkten dagegen bei *Fagus* die blattreichen Äste rascher als die blattarmen, während sie bei *Larix*, nach den vorliegenden

1) Die Erklärung dieser Erscheinungen ist in der bereits zitierten Abhandlung über *Fagus* (Jahrb. f. wiss. Bot., 1906) nachzusehen.

Versuchen ebenfalls länger turgeszent bleiben. Die bisher bekannten Tatsachen machen es wahrscheinlich, daß der Transspirationssaugung bei *Larix* eine etwas größere Bedeutung zukommt als bei *Fagus*, da sie ihre Wirkung auf eine längere Strecke geltend machen kann. Es können aber auch individuelle Verschiedenheiten im Spiele sein, so daß es, bei der geringen Größe der vorhandenen Differenzen, jedenfalls geboten ist, noch eine größere Zahl entsprechender Versuche anzustellen. Ein Einfluß der Lage der toten Strecke ist aus den wenigen diesbezüglichen Versuchen nicht ersichtlich. Dagegen scheint der Zeitpunkt der Versuchsanstellung einen wesentlichen Einfluß zu haben. In den Experimenten vom 2. Mai waren die Nadeln bei 10 cm langer toter Strecke nach 30 Tagen halbdürr, bei den Experimenten vom 28. Mai dagegen schon nach 19 oder gar nach 14 Tagen. Es ist dies jedenfalls auf den verschiedenen Entwicklungszustand der Nadeln zurückzuführen. Was die Erklärung betrifft, so halte ich es für wahrscheinlich, daß die folgende Vermutung der Wahrheit nahe kommt. Da Anfangs Mai die jungen Nadeln noch sehr zart waren, aber doch schon eine bedeutende Größe erreicht hatten, so ist es wahrscheinlich, daß nicht nur die relative, sondern auch die absolute Transpiration stärker war als Ende Mai. Das längere Frischbleiben der jungen Nadeln wäre auf stärkere Saugung zurückzuführen und würde sich somit auf dieselbe Weise erklären lassen, wie das vorhin erwähnte längere Frischbleiben des stärker belaubten Zweiges.

In Tabelle 2 sind die Rindenringelungsversuche zusammengestellt. Es wurde jeweils angegeben die Länge des Zweiges, die Zahl der Nadelbüschel über der geringelten Strecke, die Länge der geringelten Strecke, der Zeitpunkt der Versuchsanstellung und der Verlauf des Versuches. Zudem ist angeführt, ob die geringelte Stelle mit Lack oder Harz bestrichen oder nackt gelassen worden war.

Vergleicht man diese Tatsachen mit der heute noch ziemlich allgemein verbreiteten Lehre von der Nichtbeteiligung der Rinde am Saftsteigen, so springt der Widerspruch sofort in die Augen. Schon früher hatte ich gezeigt, daß die Versuche, welche der Schlußfolgerung auf Nichtbeteiligung der Rinde zugrunde lagen, nicht beweiskräftig sind. Die Experimente mit *Fagus* führten zu dem Resultate, daß eine völlige Nichtbeteiligung sich nicht beweisen läßt, daß aber eine allfällige Einwirkung der Rinde nicht bedeutend sein kann und jedenfalls auf die jungen Teile beschränkt ist. Die neuen Versuche mit *Larix* liefern noch ungünstigere Ergebnisse.

Bei Entfernnng der Rinde bis nahe zur Astspitze blieben die Nadeln im günstigsten Falle ca. 15 Tage turgeszent, sie konnten aber schon nach 10 Tagen z. T. dürr sein. Das Bestreichen der geringelten

Tabelle 2.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der geringelten Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelten Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,1 m	250	1 m	0 m	nackt	7. V.	Nadeln nach 8 Tagen turgeszent, nach 15 Tagen welk, nach 25 Tagen dürr.
0,8 „	180	0,7 „	0 „	Baumwachs	7. V.	Nadeln nach 15 Tagen turgeszent, nach 21 Tagen welk, nach 25 Tagen dürr.
0,9 „	110	0,8 „	0 „	Asphaltlack	29. V.	Nadeln nach 10 Tagen schwach welk, nach 14 Tagen dürr.
1,1 „	10	1,0 „	0 „	„	29. V.	Nadeln nach 10 Tagen z. T. dürr, nach 14 Tagen dürr.
1,3 m	200	0,1 m	0 m	nackt	4. V.	Nadeln nach 5 Tagen schwach welk, nach 11 Tagen dürr. Nur eine schmale periphere Zone besaß normale Tracheiden, die inneren waren meist mit braunen Massen verstopft.
1,3 „	480	0,1 „	0 „	„	4. V.	Nadeln nach 5 Tagen schwach welk, nach 11 Tagen welk, nach 18 Tagen welk, nach 24 Tagen dürr.
1,1 „	10	0,1 „	0 „	„	4. V.	Nadeln nach 8 Tagen turgeszent, nach 11 Tagen welk, nach 24 Tagen dürr. Entrindete Stelle 8 mm dick. Braune Verstopfungen im Spätholz. Zahlreiche Luftblasen in den Tracheiden.
1,2 „	10	0,1 „	0 „	„	4. V.	Nadeln nach 8 Tagen turgeszent, nach 11 Tagen welk, nach 18 Tagen dürr.
1,1 „	10	0,1 „	0 „	Asphaltlack	29. V.	Nadeln nach 9 Tagen welk bis dürr, nach 18 Tagen dürr.
2,2 „	600	0,1 „	0 „	„	29. V.	Nadeln nach 49 Tagen turgeszent, nach $2^1/_2$ Monaten dürr.
1,5 m	240	0,1 m	0,8 m	nackt	4. V.	Nadeln nach 24 Tagen turgeszent; der Ast wurde hierauf abgeschnitten und untersucht. Entrindete Stelle 4 mm dick. Verstopfungen selten. Zahlreiche Luftblasen.
1,8 „	190	0,1 „	1,1 „	„	4. V.	Nadeln nach 24 Tagen turgeszent, nach 28 Tagen dürr.
1,3 „	10	0,1 „	0,8 „	Asphaltlack	29. V.	Nadeln nach 28 Tagen turgeszent, nach 30 Tagen dürr.
1,5 „	406	0,1 „	0,8 „	„	29. V.	Nadeln nach 49 Tagen, als die regelmäßigen Beobachtungen abgebrochen werden mußten, turgeszent. Nach 73 Tagen waren die Nadeln dürr.

Fortsetzung der Tabelle 2.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der geringelten Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelten Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,2 m	300	0,01 m	0 m	nackt	25. VI.	Nadeln nach 4 Monaten turgeszent. An der geringelten Stelle hatte sich ein Harzüberzug gebildet.
1,2 „	10	0,01 „	0 „	„	25. VI.	Nadeln nach 4 Monaten turgeszent.
0,9 „	300	0,01 „	0,6 „	„	25. VI.	„ „ $3^{1}/_{2}$ „ „ , nach 4 Monaten dürr.
0,9 „	10	0,01 „	0,6 „	„	25. VI.	Nadeln nach $3^{1}/_{2}$ Monaten turgeszent, nach 4 Monateu dürr.
1,3 m	200	Ringelung von $^{1}/_{2}$ cm Länge, in Distanzen von je 5 cm: von der Basis bis zur Spitze.		nackt	25. VI.	Nadeln nach 2 Monaten turgeszent, nach 3 Monaten welk, nach 4 Monaten dürr.
1,0 „	120			„	25. VI.	Nadeln nach 2 Monaten turgeszent, nach 3 Monaten dürr.
0,9 m	10	0,1 m	0 m	nackt	25. VI.	Ringelung erstreckt sich hier nur auf $^{3}/_{4}$ des Umfanges. Nadeln nach 4 Monaten turgeszent.
1,2 „	330	0,1 „	0 „	„	25. VI.	Ringelung erstreckt sich auf $^{5}/_{6}$ des Umfanges. Nadeln nach 2 Monaten turgeszent. Weitere Kontrolle nicht möglich, weil der Ast abgerissen worden war.
1,1 m	10	0,1 m	0 m	nackt	25. VI.	Ringelung erstreckt sich auf $^{3}/_{4}$ des Umfanges. Rindenstücke vom Holz losgelöst. Nadeln nach 22 Tagen turgeszent, nach 48 Tagen dürr.
1,1 „	300	0,1 „	0 „	„	25. VI.	Desgleichen.
2,5 m	80	0,1 m	2 m	nackt	25. VI.	Desgleichen.
1,5 „	10	0,1 „	1,1 „	„	25. VI.	Desgleichen.

Strecke mit Lack oder Baumwachs veränderte das Resultat nicht in merkbarer Weise. War die geringelte Strecke nur 1 dm lang und an der Astbasis gelegen, so fand das Welken in der Regel ebenso rasch oder sogar noch rascher statt, als bei fast vollständiger Entfernung der Rinde. In zwei Fällen begannen die Nadeln schon nach 5 Tagen zu welken; gewöhnlich geschah es nach 9—11 Tagen und nur in einem Ausnahmefall blieben sie ca. $1^{1}/_{2}$ Monate turgeszent. Ein Einfluß des Lacküberzuges konnte auch hier nicht nachgewiesen werden. Ob größere Differenzen in der Nadelzahl von Bedeutung sind, läßt sich aus den vorliegenden Versuchen nicht mit Sicherheit ersehen. Die größere Nadelzahl scheint in einigen Fällen das Welken zu verlangsamen, andere

Versuche sprechen aber dagegen. Befand sich die 1 dm lange geringelte Strecke nicht an der Astbasis sondern in der Nähe der Astspitze, so erfolgte unter sonst gleichen Umständen das Welken langsamer. Statt 5—8 Tage blieben die Nadeln 24 - 28 Tage turgeszent. Dieses Resultat war für mich auffallend, da das entgegengesetzte Verhalten nach den bisherigen Erfahrungen verständlicher gewesen wäre. Durch die Ringelung an der Basis wird eine viel geringere Verkleinerung der Querschnittfläche bewirkt, und zudem ist auch das über der Ringelung liegende Wasserreservoir bedeutend größer. Die in der Mehrzahl der Fälle größere Schädlichkeit der Basisringelung erklärt sich vielleicht dadurch, daß in der Regel bei den Versuchszweigen das ältere Holz zahlreiche Verstopfungen aufwies und daher für die Leitung weniger tauglich war. Wenn nun in den ältern und jüngern Zweigpartien annähernd gleichviel leitendes Gewebe vorhanden war, dann mußte allerdings durch die Ringelung der älteren Partien die Schädigung eine größere sein, weil eben infolge des stärkeren Zweigdurchmessers eine größere Holzfläche bloßgelegt wurde. In wie weit diese Vermutungen das Richtige treffen, kann nur durch ausführlichere Untersuchungen klargelegt werden. War die geringelte Strecke nur 1 cm lang, so blieben die Nadeln bis 4 Monate turgeszent, d. h. so lange als die Beobachtungen dauerten.

Lehrreich waren die Versuche, bei denen in Abständen von 5 cm Ringelungen von je $^1/_2$ cm Länge angebracht wurden. Das Turgeszentbleiben der Nadeln dieser Zweige zeigt, daß nicht etwa die Gesamtlänge der geringelten Strecke maßgebend ist. Eine große Zahl kurzer Ringelungen wird 2 Monate lang schadlos ertragen, während eine einzige längere Ringelung, trotzdem sie kürzer ist, als die Gesamtlänge der kurzen Ringelungen, in viel kürzerer Zeit Welken verursacht. Wenn aber eine größere Ringelung einen ungünstigen Einfluß ausübt, so dürfen wir annehmen, daß dies in geringerem Grade auch bei einer kleineren Ringelung der Fall ist. Hieraus folgt, das die Transportkräfte nicht etwa nur an der Basis oder in der Krone des Stammes bezw. an der belaubten Spitze des Zweiges ihren Sitz haben, denn es wäre nicht einzusehen, wie dieselbe Kraft ein größeres Hindernis in dem einen Falle überwindet, in dem andern dagegen ein kleineres nicht; zudem würden nach den physikalischen Erfahrungen über die Bewegung Jaminscher Ketten viele kleine Luftblasen viel schädlicher sein, als wenig größere, da eben der Widerstand, den eine Jaminsche Kette der

Verschiebung entgegensetzt, proportional ist der Zahl der Luftblasen, aber unabhängig von der Länge der Luftblasen. Wir kommen also auch hier wieder zu dem Resultat, daß die Transportkräfte über die ganze Länge der Zweige verteilt sind; schon früher hatten wir durch Abtötungsversuche dasselbe für *Fagus* gefunden. Es bestätigt sich somit die Schlußfolgerung, die Nägeli und Schwendener vor 30 Jahren im Mikroskop gezogen hatten, wonach die wasserbewegenden Kräfte „auf zahlreiche naheliegende Punkte zu verteilen“ sind.

Wurde bei der 1 dm langen Basisringelung die Rinde nicht vollständig entfernt, sondern eine Rindenbrücke übrig gelassen, deren Breite $^1/_4$ oder $^1/_6$ des Umfanges betrug, so fand eine ausreichende Wasserbeförderung statt. Dies zeigt, daß ein geringer Teil des Querschnittes genügend Wasser zu transportieren vermag, so lange er im normalen Zustand sich befindet. Früher hatten wir auf anderm Wege gefunden, daß bei *Fagus* zu einer ausreichenden Wasserleitung über eine 1 dm lange Strecke ein geringer Bruchteil der Leitungsbahnen ausreicht, wenn in der betreffenden Partie die Holzzellen lebend sind. — Wurde die Rindenbrücke vom Holz losgelöst, so erfolgte das Welken rascher als im vorigen Falle, aber immerhin bedeutend langsamer als bei vollständigem Fehlen der Rindenbrücke. Dieses Resultat läßt sich verschieden deuten. Einmal erklärt es sich durch die Annahme, die Rinde bilde ein Stück der Leitbahn. Bekanntlich ließ Westermaier[1]) in seiner Kletterhypothese das Wasser vorwiegend in den Parenchymzellen des Holzes steigen. Schon Godlewski[2]) hatte gegen diese Hypothese den Einwand erhoben, daß sie auf die Abietineen nicht anzuwenden sei, weil das die Markstrahlen verbindende Holzparenchym fehle. Schwendener[3]) verteidigte Westermaier diesem Angriff gegenüber, indem er bemerkte, daß die Markstrahlen durch das Rindenparenchym auch in der Längsrichtung verbunden seien. Ist die Westermaiersche Hypothese richtig, dann muß das Saftsteigen durch die Rindenringelung unterbrochen werden. Für 1 dm lange Basisringelungen trifft dies auch in den meisten Fällen annähernd zu, für

1) Westermaier, Zur Kenntnis der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1883.

2) Godlewski, Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XV, Heft 4, 1884.

3) Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitzber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss., 1886.

gleichlange Ringelungen in der Nähe der Astspitze gilt dieser Schluß kaum mehr, und bei Ringelungen von 1 cm Länge wird er völlig ungültig. Das abweichende Verhalten der dezimeterlangen Ringelungen mit und ohne Rindenbrücke würde zwar wieder für Westermaier sprechen, und auch die Versuche mit losgelöster Rindenbrücke ließen sich zur Not in diesem Sinne deuten. Mehrere Experimente sprechen aber direkt gegen die vorausgesetzte Beteiligung des Rindenparenchyms, und die eben erwähnten Versuche lassen sich auch auf andere Weise erklären. Das Resultat jener dezimeterlangen Basisringelung, bei der die Nadeln 1 ½ Monate turgeszent blieben, wie auch die Resultate sämtlicher in der Nähe der Spitze ausgeführten Ringelungen und der zentimeterlangen Ringelungen sind mit der Annahme eines endosmotischen Transportes durch das Rindenparenchym unvereinbar. Es geht dies sofort aus dem Verhalten abgeschnittener Zweige hervor, die nach den in Tabelle 3 zusammengestellten Experimenten schon nach wenigen Tagen welken.

Tabelle 3.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Zeit der Versuchsanstellung	
1,3 m	280	3. V.	Nadeln beginnen nach 5 Tagen zu welken, nach 12 Tagen sind sie dürr.
1,3 „	300	3. V.	Nadeln sind nach 5 Tagen schon ziemlich welk, nach 12 Tagen dürr.

Die Zweige wurden einfach abgeschnitten und im Walde frei aufgehängt.

Das verschiedene Verhalten der Nadeln, je nachdem die Rindenbrücke vorhanden ist, vom Holz losgelöst ist oder fehlt, läßt sich aber auch durch die Annahme einer Schutzwirkung der Rinde auf das Holz erklären. Diese Erklärung hat schon a priori den Vorzug, daß die zugrunde liegende Annahme sicher richtig ist. Durch die Entfernung der Rinde wird einmal eine schützende Hülle entfernt, und dadurch der Austritt von Wasser und der Eintritt von Luft erleichtert. Ferner erleiden hierdurch die benachbarten lebenden Holzzellen eine mehr oder weniger starke Schädigung, wie das allgemein bei den an eine solche Wundfläche angrenzenden lebenden Zellen der Fall ist. Unter der Rindenbrücke bleiben diese nachteiligen Veränderungen aus, und der Wassertransport kann

hier ungestört seinen Fortgang nehmen. Bei vollständiger Ringelung treten beide Schädigungen ein; die negativen Erfolge der Lacküberzüge zeigen jedoch, daß die Beschädigung des Holzparenchyms viel nachteiliger wirkt, als der seitliche Wasserverlust. Auch dieses Resultat deckt sich mit den Resultaten, die wir früher auf anderm Wege an *Fagus* gewonnen hatten. Wird die Rindenbrücke vom Holz losgelöst, so haben wir eine weniger starke Schädigung als bei ihrer vollständigen Entfernung; entsprechend erfolgt auch das Welken weniger rasch.

Bedeutend rascher als bei der Rindenringelung erfolgte das Welken, wenn mit der Rinde auch ein Teil des Holzkörpers entfernt wurde. Bei den beiden in der folgenden Tabelle angeführten Versuchen erstreckte sich die Ringelung so weit in den Holzkörper hinein, daß der Astdurchmesser auf die Hälfte reduziert wurde.

Tabelle 4.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Astdurchmesser vor d. Ringelg.	Zeit der Versuchsanstellung	
1,1 m	250	0,1 m	0 m	nackt	11 mm	7. V.	Am folgenden Tag waren die Nadeln bereits welk, nach 8 Tagen beinahe dürr; gänzlich dürr erst nach 2 Wochen.
1,1 „	260	0,1 „	0 m	„	10 „	7. V.	

Der Wassertransport erfolgt somit, wenigstens in den älteren Partien der *Larix*-Äste, in dem peripheren Teile des Holzkörpers. Die Lärche verhält sich in dieser Beziehung anders als die Buche, bei welcher nach gleich starker Ringelung die Blätter bis über 2 Wochen lang turgeszent bleiben konnten. Dies erklärt sich dadurch, daß bei der Lärche im Gegensatz zur Buche die Kernbildung früher beginnt.

Tabelle 5.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der oper. Strecke	Entfernung der oper. Strecke von d. Astbasis	Größe des wegoperierten Sektors in Bruchteilen des Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,8 m	100	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	7. V.	Nach $5^1/_2$ Monaten waren die Nadeln noch vollständig turgeszent.
1 „	280	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	
1,1 „	270	0,1 „	0 „	drei Viertel	„	7. V.	
1,1 „	300	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	

Wie früher bei *Fagus*, so wurden auch hier Versuche angestellt, bei welchen nicht eine periphere ringförmige Partie, sondern ein Sektor entfernt wurde, der bald die Hälfte, bald 3/4 des Querschnittes betrug (Tab. 5).

Gleich wie bei *Fagus*, so vermag auch hier ein geringer Bruchteil des Querschnittes auf eine Länge von 10 cm genügend Wasser zu leiten, wenn nur der übrig bleibende Teil intakt gelassen wird.

Die vorliegenden Versuche mit *Larix* lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

Ein ausreichender Wassertransport durch die *Larix*-Äste ist ohne die Beteiligung lebender Astzellen an der Hebungsarbeit unmöglich. Die Rinde ist besonders in den älteren Partien der Äste gewöhnlich von großem Einfluß auf das Saftsteigen. Wahrscheinlich dient sie aber weder als Leitbahn noch zur Erzeugung von Transportkräften (jedenfalls nicht im Sinne Westermaiers), sondern einfach als schützender Mantel. Die Wasserleitung erfolgt hauptsächlich in den peripheren Teilen des Holzkörpers und bedarf sowohl an der Astbasis wie auch an höher gelegenen Stellen der Mitwirkung der lebenden Zellen des Holzkörpers. Zur genügenden Leitung über eine dezimeterlange Strecke reicht ein geringer Bruchteil des Querschnittes aus, solange derselbe unversehrt ist. Den von den lebenden Zellen herrührenden Kraftkomponenten kommt im Vergleich zu den rein physikalischen eine große Bedeutung zu, doch scheint die Transpirationssaugung hier über eine etwas größere Distanz zu wirken als bei *Fagus*.

II. *Picea excelsa*.

Sämtliche Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die einen halben bis zwei Meter über dem Boden inseriert waren. Tabelle 6 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 6.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Länge der abgetöt. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,2 m	1800	0,1 m	0 m	2. V.	Während eines Monates erhielten sich die Nadeln frisch und unverändert, begannen dann aber nach einigen Tagen abzufallen. Die Knospen entwickelten sich nicht.
1,3 „	2000	0,1 „	0 „	2. V.	

Fortsetzung der Tabelle 6.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Länge der abgetöt. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,5 m	700	0,1 m	1,2 m	2. V.	Die Nadeln blieben $1^1/_2$ Monate normal, wurden dann dürr und fielen ab. Die darauf folgende Untersuchung zeigte weder ober- noch unterhalb der toten Strecke Verstopfungen. Die Knospen hatten sich nicht entwickelt.
1,4 „	—	0,1 „	1 „	7. V	

Die Nadeln veränderten sich hier bedeutend langsamer als bei *Larix*. Dies ist jedenfalls in erster Linie auf ihren derben Bau zurückzuführen, der sie vor Wasserverlust besser schützt und die Folgen ungenügender Wasserzufuhr erst spät erkennen läßt. Die Abtötungen in der Nähe der Astspitze scheinen besser ertragen zu werden als an der Astbasis. Es hat das seinen Grund vielleicht darin, daß die Wirkung der Transpirationssaugung in der Nähe der Spitze stärker ist. Nach den bisherigen Erfahrungen ist es gewiß berechtigt anzunehmen, daß auch bei *Picea* bei größerer Länge der toten Strecke das Absterben rascher erfolgt wäre.

Daß über die tote Strecke noch Wasser befördert worden ist, geht aus den beiden folgenden Versuchen hervor, bei welchen die Äste abgeschnitten und im Wald aufgehängt wurden.

Tabelle 7.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Zeit der Versuchsanstellung	
1,3 m	3200	3. V.	Nach 12 Tagen begannen die Nadeln beim Berühren abzufallen.
1,2 „	2500	3. V.	

Wie lange den Nadeln bei den Abtötungsversuchen ausreichend Wasser zugeführt wurde, ist nicht genau zu ermitteln, da die Nadeln eben infolge ihres derben Baues auf ungenügende Wasserzufuhr nur sehr schlecht reagieren. Jedenfalls sind aber auch hier die lebenden Astzellen zum Saftsteigen nötig.

Über die Bedeutung der Rinde geben die folgenden Rindenringelungsversuche (Tab. 8) einigen Aufschluß.

Die dezimeterlange Rindenringelung an der Basis wirkt hier viel weniger nachteilig als bei *Larix*, was wahrscheinlich auf die schwächere Verkernung zurückzuführen ist, die auch den älteren

Partien des Holzkörpers eine Beteiligung am Saftsteigen erlaubt. Bei größerer Länge der geringelten Strecke verdorrten aber auch hier die Nadeln nach relativ kurzer Zeit. Somit ist auch bei *Picea* das Vorhandensein der Rinde für eine ausreichende Wasserzufuhr nötig. Aller Wahrscheinlichkeit nach hat sie gleich wie bei *Larix* den Holzkörper zu schützen und dient daher weder als Leitbahn für das Wasser noch zur Erzeugung von Transportkräften.

Tabelle 8.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,1 m	800	1 m	0 m	Baumwachs	7. V.	Nach 1 Monat begannen die Nadeln beim Berühren abzufallen. Die Knospen entwickelten sich nicht weiter.
0,9 „	800	1 „	0 „	nackt	7. V.	
1,3 m	2200	0,1 m	0 m	nackt	3. V.	Die Nadeln blieben beinahe 2 Monate unverändert, hierauf verdorrten sie rasch. Die Knospen hatten sich unterdessen bedeutend entwickelt.
1,1 „	1800	0,1 „	0 „	„	3. V.	Die Nadeln waren $2^1/_2$ Monate unverändert geblieben und dann langsam dürr geworden. Die Knospen hatten sich bedeutend entwickelt.

Instruktiv ist das Verhalten der Knospen. Bei starker Rindenringelung wie bei partieller Abtötung hatten sie sich nicht entwickelt, wohl aber bei der Basisringelung. Dies ist ohne Zweifel darauf zurückzuführen, daß im letzteren Falle den Knospen noch längere Zeit genügende Wassermengen zugeführt werden konnten, während dies bei den übrigen Versuchen nicht möglich war.

Bei den beiden folgenden Versuchen erstreckte sich die Ringelung soweit in den Holzkörper hinein, daß der Astdurchmesser auf die Hälfte reduziert wurde.

Tabelle 9.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Astdurchmesser vor d. Ringelg.	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,3 m	1700	0,1 m	0 m	12 mm	nackt	7. V.	Die Nadeln blieben beinahe 1 Monat unverändert, dann begannen sie abzufallen. Die Knospen hatten sich nicht entwickelt.
1,3 „	2000	0,1 „	0 „	12 „	„	7. V.	

Die Wasserzufuhr war eine bedeutend geringere, als bei bloßer Rindenringelung. Immerhin begann das Absterben soviel später, als bei den entsprechenden Versuchen mit *Larix*, daß vermutlich zur Erklärung neben dem derben Bau vor allem auch die schwächere Verkernung herbeizuziehen ist.

In Tabelle 10 sind Experimente zusammengestellt, in welchen nicht eine periphere ringförmige Partie, sondern ein Sektor entfernt wurde, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnittes betrug.

Tabelle 10.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-operierten Sektors in Bruchteilen des Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,5 m	3000	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	7. V.	Nach $5^1/_2$ Monaten waren die Nadeln noch unverändert. Die Knospen hatten sich entwickelt.
1,2 „	2800	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	
1,1 „	1000	0,1 „	0 „	drei Viertel	„	7. V.	
1,1 „	1400	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	

Das Resultat ist dasselbe wie bei *Fagus* und *Larix*, die Nadeln bleiben frisch.

Die vorliegenden Versuche mit *Picea* lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

Ein ausreichender Wassertransport durch die *Picea*-Äste ist ohne die Beteiligung lebender Astzellen an der Hebungsarbeit auf die Dauer unmöglich. Die Rinde ist von Bedeutung für das Saftsteigen; wahrscheinlich dient sie aber bloß als schützender Mantel. Die Mitwirkung der lebenden Holzzellen zu einer ausreichenden Wasserleitung ist sowohl an der Basis wie in der Nähe der Spitze der Äste nötig. Zum genügenden Wassertransport über eine dezimeterlange Strecke reicht ein geringer Bruchteil des Querschnittes aus, solange derselbe unversehrt ist. Den von den lebenden Zellen herrührenden Kraftkomponenten kommt im Vergleich zu den rein physikalischen eine große Bedeutung zu. Das Verhältnis dürfte aber an verschiedenen Stellen des Astes ein verschiedenes sein, indem die Transpirationssaugung an der Astspitze eine stärkere Wirkung scheint ausüben zu können als an der Astbasis.

III. *Abies alba.*

Sämtliche Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die einen halben bis einen Meter über dem Boden inseriert waren. Tabelle 11 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 11.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Länge der abgetöt. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	1800	0,1 m	0 m	3. V.	Nach 1 Monat begannen die Nadeln sich zu verfärben, sie wurden erst weißlich, dann gelbbraun. Die Knospen hatten sich nicht entwickelt. Bei der anatomischen Untersuchung konnten weder unterhalb noch oberhalb der toten Strecke Verstopfungen nachgewiesen werden.
1,1 „	2200	0,1 „	0 „	3. V.	Wie oben, nur fehlt die anatomische Untersuchung.
0,9 m	160	0,1 m	0,6 m	3. V.	Wie oben.
0,9 „	400	0,1 „	0,5 „	3. V.	Wie oben, nur hatten sich 5 Knospen schwach entwickelt.

Das Verhalten ist annähernd dasselbe wie bei *Picea*. Daß über die tote Strecke noch Wasser befördert worden ist, geht aus den beiden folgenden Versuchen hervor, bei welchen die Äste abgeschnitten und im Wald frei aufgehängt wurden.

Tabelle 12.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Zeit der Versuchsanstellung	
0,9 m	1800	3. V.	Nach 12 Tagen ließen die Nadeln sich abstreifen.
0,7 „	1800	3. V.	

Die Nadeln von *Abies* sind derb wie diejenigen von *Picea* und zeigen eine ungenügende Wasserzufuhr nur sehr langsam an; es läßt sich daher nicht sagen, wie lange über die abgetötete Strecke eine ausreichende Wassermenge befördert wurde. Jedenfalls sind aber die lebenden Astzellen zu einem auf die Dauer ausreichenden Wassertransport nötig.

Über die Bedeutung der Rinde geben die folgenden Rindenringelungsversuche einigen Aufschluß.

Tabelle 13.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung d. geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	2300	0,9 m	0 m	nackt	7. V.	Die Knospen begannen sich einige Tage nach der Ringelung stark zu entwickeln. Nach 3 Wochen hingen die meisten jungen Triebe schlaff herunter. Nach $1^1/_2$ Monaten hatten sich die älteren Nadeln braungelb gefärbt.
0,8 „	700	0,7 „	0 „	Baumwachs	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,9 m	2100	0,1 m	0 m	nackt	7. V.	Verhalten wie vorhin, nur waren die Nadeln nach 1 Monat dürr.

Die starken Ringelungen scheinen hier anfänglich etwas besser ertragen worden zu sein, als bei *Picea*, da sich die Knospen ordentlich entwickelten. Die dezimeterlange Basisringelung wirkte dagegen schädlicher als bei *Picea*. Ob dieses Verhalten die Regel bildet, läßt sich zurzeit nicht sagen, da der zweite Versuchsast nach einer Woche von fremder Hand abgerissen worden war. Jedenfalls ist auch bei *Abies* die Rinde nötig, um auf die Dauer eine ausreichende Wasserzufuhr zu ermöglichen. Über die Funktion der Rinde gelten dieselben Vermutungen wie bei *Picea* und *Larix*.

Bei den beiden folgenden Versuchen erstreckte sich die Rindenringelung so weit in den Holzkörper hinein, daß der Astdurchmesser auf die Hälfte reduziert wurde.

Tabelle 14.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Astdurchmesser vor d. Ringelg.	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	1700	0,1 m	0 m	8 mm	nackt	7. V.	Nach 5 Wochen begannen die Nadeln sich weißlich zu verfärben, nach 6 Wochen waren sie gelbbraun. Die Knospen entwick. sich nicht.
1,1 „	3200	0,1 „	0 „	10 „	„	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Die Knospen hatten sich hier nicht entwickelt, woraus geschlossen werden darf, daß die Wasserzufuhr eine schlechtere war, als bei der Rindenringelung.

Tabelle 15 enthält die Versuche, bei denen ein Sektor entfernt wurde, der bald die Hälfte, bald drei Viertel des Querschnittes betrug.

Tabelle 15.

Astlänge	Zahl der Nadeln	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	2600	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	7. V.	Nach 5 1/2 Monaten waren die Nadeln noch unverändert; die Knospen hatten sich entwickelt.
1 „	3200	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,9 „	1500	0,1 „	0 „	drei Viertel	„	7. V.	Nach 2 Monaten wurde der Ast von fremder Hand abgerissen. Die Nadeln waren noch unverändert; die Knospen hatten sich entwickelt.
0,9 „	1700	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Es ist mit aller Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß bei der Entfernung von $^3/_4$ des Querschnittes die Nadeln auch längere Zeit unverändert geblieben wären. Die Resultate sind somit dieselben, wie bei den früheren Versuchspflanzen.

Die vorliegenden Versuche mit *Abies* lassen sich in derselben Weise zusammenfassen, wie bei *Picea*, nur ist hier über das Verhältnis der vitalen und physikalischen Kraftkomponenten an verschiedenen Stellen des Astes nichts bekannt.

IV. *Pinus silvestris.*

Die Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die einen halben bis drei m über dem Boden inseriert waren. Tabelle 16 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 16.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
0,6 m	150	0,1 m	0 m	4. V.	1 Monat blieben die Nadeln
0,6 „	155	0,1 „	0 „	4. V.	unverändert, nach 7 Wochen waren sie dürr.
0,7 m	60	0,1 m	0,4 m	4. V.	1 Monat blieben die Nadeln
0,6 „	90	0,1 „	0,4 „	4. V.	unverändert, nach 7 Wochen waren sie dürr.

Das Verhalten ist annähernd dasselbe wie bei *Abies* oder *Picea*, nur war die Lage der toten Strecke in dem vorliegenden Versuche ohne Bedeutung. Über die tote Stelle wurde jedenfalls äußerst wenig Wasser befördert, wie aus dem Verhalten eines abgeschnittenen und im Freien aufgehängten Zweiges zu ersehen ist. Der Zweig war 75 cm lang, besaß 500 Nadelbüschel und wurde am 8. V. abgeschnitten. Noch nach 1 Monat waren die Nadeln zum größten Teile unverändert und ließen sich nur selten abstreifen; erst nach 7 Wochen waren sie dürr. Zu einem auf die Dauer ausreichenden Wassertransport ist jedenfalls auch hier die Mitwirkung der lebenden Astzellen nötig.

Über die Bedeutung der Rinde geben die folgenden Rindenringelungsversuche einigen Aufschluß.

Tabelle 17.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,7 m	150	0,6 m	0 m	Baumwachs	4. V.	5 Wochen blieben die Nadeln unverändert; in 7 Wochen waren sie dürr. Die Knospen hatten sich nicht entwickelt.
0,7 „	210	0,6 „	0 „	nackt	4. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,7 m	300	0,1 m	0 „	nackt	4. V.	$2^1/_2$ Monate blieben die Nadeln unverändert; die Knospen hatten sich entwickelt. Nach $3^1/_2$ Monaten waren die Nadeln dürr.
0,7 „	280	0,1 „	0 „	„	4. V.	Die Nadeln blieben $1^1/_2$ Monate unverändert; die Knospen entwickelten sich nicht. Nach 2 Monaten waren die Nadeln bereits vollständig dürr.

Die langen Ringelungen verliefen insofern ungünstiger als bei *Abies*, als die Knospen nicht zur Entwicklung kamen. Die kurzen Ringelungen gaben in einem Falle ungefähr das gleiche Resultat wie die langen, im andern Falle dagegen blieben die Nadeln bedeutend länger frisch und die Knospen entwickelten sich. Zweifellos ist auch hier die Rinde nötig, um eine ausreichende Wasserzufuhr zu ermöglichen. Über die Funktion der Rinde gelten dieselben Vermutungen wie bei den früher besprochenen Coniferen.

Bei den beiden folgenden Versuchen erstreckte sich die Ringelung so weit in den Holzkörper hinein, daß der Astdurchmesser auf die Hälfte reduziert wurde.

Tabelle 18.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Astdurchmesser vor d. Ringelg.	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,8 m	400	0,1 m	0 m	12 mm	nackt	4. V.	Die Knospen hatten nach 3 Wochen etwas ausgetrieben, entwickelten sich aber nicht mehr weiter. 5 Wochen blieben die Nadeln unverändert, hierauf begannen sie zu verdorren und waren in 7 Wochen vollständig dürr.
0,5 „	250	0,1 „	0 „	8 „	„	4. V.	Nach 1 Monat wurde der Ast von fremder Hand abgerissen. Bis dahin waren die Nadeln unverändert geblieben und die Knospen hatten etwas ausgetrieben.

Die Holzringelung scheint hier anfänglich weniger nachteilig gewirkt zu haben als bei *Abies* oder *Picea*, da die Knospen etwas ausgetrieben hatten. Es scheinen also die älteren Holzteile der Versuchsäste bei *Pinus silvestris* eine etwas größere Leitfähigkeit zu besitzen als bei den früher untersuchten Coniferen. Immerhin führten die Holzringelungen auch hier bedeutend rascher zum Absterben als die Rindenringelungen.

Tabelle 19 enthält die Versuche, bei denen ein Sektor entfernt wurde, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnittes betrug.

Tabelle 19.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weggoper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,8 m	360	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	4. V.	Nach $5^1/_2$ Monaten waren die Nadeln noch unverändert; die Knospen hatten sich entwickelt.
0,7 „	320	0,1 „	0 „	„	„	4. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,7 „	370	0,1 „	0 „	drei Viertel	„	4. V.	Desgleichen.
0,7 „	220	0,1 „	0 „	„	„	4. V.	Nach 1 Monat wurde der Ast von fremder Hand gebrochen. Die Knospen hatten sich entwickelt, die Nadeln waren unverändert.

Wie bei den früheren Versuchspflanzen, so ist auch hier ein kleiner Teil des Querschnittes ausreichend.

Die vorliegenden Versuche mit *Pinus silvestris* lassen sich in derselben Weise zusammenfassen wie bei *Abies*.

V. *Pinus Strobus.*

Die Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die 20 cm bis $1^1/_2$ m über dem Boden inseriert waren. Tabelle 20 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 20.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der abgetöt. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
0,5 m	300	0,1 m	0 m	3. V.	Nach 1 Monat wurden die Nadeln gelblich, nach 6 Wochen waren sie braun. Die Knospen hatten sich nicht entwickelt. Die anatomische Untersuchung ergab keine Verstopfungen.
0,5 „	320	0,1 „	0 „	3. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,7 m	140	0,1 m	0,4 m	3. V.	Verhalten wie oben, nur wurden die Nadeln nicht braun, sondern gelbgrün und waren erst nach 2 Monaten dürr.
0,7 „	160	0,1 „	0,4 „	3. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Das Verhalten ist annähernd dasselbe wie bei *Pinus silvestris*, nur scheint die Abtötung in der Nähe der Zweigspitze die Wasserversorgung weniger rasch zu hemmen. Dieselbe Beobachtung hatten wir schon früher bei *Picea* gemacht. Daß über die tote Strecke noch Wasser befördert wurde, geht aus den folgenden Versuchen hervor, in welchen die Äste abgeschnitten und im Wald frei aufgehängt wurden.

Tabelle 21.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Zeit der Versuchsanstellung	
0,9 m	430	3. V.	Nach 12 Tagen waren die Nadeln bereits halbdünn.
0,8 „	360	3. V.	

Die Mitwirkung lebender Astzellen ist aber auch hier nötig, um auf die Dauer einen ausreichenden Wassertransport zu er-

möglichen. Wie die anatomische Untersuchung zeigte, läßt sich das Absterben nicht auf das Auftreten von Verstopfungen zurückführen.

Über die Bedeutung der Rinde geben die folgenden Rindenringelungsversuche einigen Aufschluß.

Tabelle 22.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,6 m	120	0,55 m	0 m	Baumwachs	7. V.	1 Monat blieben die Nadeln unversehrt, hierauf begannen sie zu verdorren. Die Knospen entwickelten sich nicht.
0,7 „	300	0,6 „	0 „	nackt	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,9 m	500	0,1 m	0 m	nackt	7. V.	Die Nadeln blieben $1^1/_2$ Monate unversehrt, verdorrten dann aber rasch. Die Knospen entwickelten sich nicht.
0,6 „	860	0,1 „	0 „	„	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,8 m	120	0,1 m	0,4 m	nackt	7. V.	Die Nadeln waren nach 5 Wochen dürr. Die Knospen hatten sich nicht entwickelt.

Die Ringelungen wirkten hier ungünstiger als bei *Picea*, *Abies* und *Pinus silvestris*, indem die Knospen in keinem Falle zur Entwicklung kamen. Das Verdorren der Nadeln fand im allgemeinen ebenfalls rascher statt als bei *Pinus silvestris*. Die kurze Ringelung an der Spitze war bedeutend nachteiliger als diejenige an der Basis, im Gegensatz zu *Larix*. Dieses Verhalten ist a priori einleuchtend, weil der Querschnitt des Holzkörpers an der Basis am größten ist, und weil daher durch die Ringelung der innere Teil des Holzkörpers an der Basis weniger leiden wird als in der Nähe der Spitze. Die kurzen Basisringelungen waren viel weniger schädlich, als die langen Ringelungen, während die kurze Spitzenringelung ebenso nachteilig wirkte. Es ist somit zweifellos auch hier die Rinde nötig, um eine genügende Wasserzufuhr zu ermöglichen. Über die Funktion gelten dieselben Vermutungen wie bei den früher behandelten Coniferen.

Bei den folgenden Versuchen erstreckte sich die Ringelung soweit in den Holzkörper hinein, daß der Astdurchmesser auf die Hälfte reduziert wurde.

Tabelle 23.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Astdurchmesser vor d. Ringelg.	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,7 m	300	0,1 m	0 m	8 mm	nackt	7. V.	Die Nadeln blieben 1 Monat unversehrt und begannen hierauf zu verdorren; die Knospen entwickelten sich nicht.
0,6 „	320	0,1 „	0 „	8 „	„	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Das Absterben erfolgte auch hier bedeutend rascher als bei den entsprechenden Rindenringelungen.

Tabelle 24 enthält die Versuche, bei denen ein Sektor entfernt wurde, der bald die Hälfte, bald drei Viertel des Querschnittes betrug.

Tabelle 24.

Astlänge	Zahl der Nadelbüschel	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,5 m	120	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	7. V.	Nach $5^1/_2$ Monaten waren die Nadeln noch unverändert. Die Knospen hatten sich in normaler Weise entwickelt.
0,5 „	270	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	Verhalten wie im vorig. Fall.
0,5 „	190	0,1 „	0 „	drei Viertel	„	7. V.	Desgleichen.
0,5 „	100	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	Desgleichen.

Auf eine 1 dm lange Strecke ist also auch hier ein kleiner Teil des Querschnittes ausreichend, um eine genügende Wassermenge zu befördern.

Die vorliegenden Versuche mit *Pinus Strobus* lassen sich in ähnlicher Weise zusammenfassen wie bei *Pinus silvestris*, nur scheint die Abtötung in der Nähe der Zweigspitze, ähnlich wie bei *Picea*, die Wasserversorgung weniger rasch zu hemmen, als die Abtötung an der Basis, und die Rindenringelungen wirkten etwas ungünstiger. Im Gegensatz zu *Larix* führte die Ringelung in der Nähe der Spitze rascheres Absterben herbei als die Ringelung an der Basis.

VI. *Prunus avium.*

Die Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die 1—2 m über dem Boden inseriert waren.

Tabelle 25 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 25.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetöteten Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	95	0,1 m	0 m	4. V.	1 Monat blieben die Blätter turgeszent, hierauf begannen sie zu welken. Verstopfungen waren selten.
0,9 „	85	0,1 „	0 „	4. V.	Nach 3 Wochen waren die Blätter bereits etwas welk, nach 1 Monat dürr. Oberhalb der toten Strecke fanden sich nur ganz wenige Verstopfungen, unterhalb gar keine. Das Welken konnte somit unmöglich auf Verstopfungen zurückzuführen sein.
1,2 m	35	0,1 m	0,7 m	4. V.	Nach 8 Tagen begannen die Blüten zu welken; nach 1 Monat waren sie dürr. Verstopfungen selten.
0,7 „	55	0,1 „	0,3 „	4. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
1 m	170	0,03 m	0 m	25. VI.	3 Wochen blieben die Blätter turgeszent. Nach 1 Monat waren sie welk bis dürr.
0,7 „	10	0,03 „	0 „	25. VI.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Die Länge der toten Strecke, die allerdings auch nur innerhalb geringer Grenzen schwankte, schien hier nicht von Bedeutung zu sein. Bei 3 oder 10 cm langer Abtötung an der Basis blieben die Blätter 3—4 Wochen turgeszent. Bei Abtötung in der Nähe der Spitze erfolgte dagegen das Welken etwa nach 8 Tagen. Wir sehen, daß also auch bei *Prunus avium*, ähnlich wie bei *Fagus*, die von den Blättern ausgehende Saugwirkung nicht imstande ist, auch nur während relativ kurzer Zeit genügend Wasser über die tote Strecke zu befördern, selbst wenn die tote Strecke der Zweigspitze ziemlich nahe liegt. Bei *Picea* wurde umgekehrt die Abtötung in der Nähe der Astspitze besser ertragen, dasselbe war auch, etwas weniger deutlich, bei *Pinus Strobus* zu beobachten. Bei *Larix*, *Abies* und *Pinus silvestris* ließ sich kein Unterschied bemerken. Das Verhalten von *Prunus* möchte ich dadurch erklären, daß einmal bei Abtötung in der Nähe der Spitze die Zahl der über der toten Stelle gelegenen Blätter kleiner und daher auch die Transpirationssaugung geringer war, und daß ferner der leicht ausnutzbare d. h. über der toten Strecke gelegene Wasservorrat bedeutend geringer war als bei Abtötung an der Astbasis. Wie rasch

das Welken frei im Walde aufgehängter Äste erfolgte, geht aus den folgenden Versuchen hervor.

Tabelle 26.

Astlänge	Blattzahl	Zeit der Versuchsanstellung	
0,6 m	60	8. V.	Nach 4 Tagen waren die Blätter beinahe, nach 7 Tagen vollständig dürr.
0,6 „	45	8. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Wenn somit auch über die abgetötete Astbasis noch ziemlich Wasser transportiert wurde, so ist doch, da wesentliche Verstopfungen nicht vorhanden waren, die Mitwirkung der lebenden Astzellen an der Hebungsarbeit nötig, um auf die Dauer eine ausreichende Wasserzufuhr zu ermöglichen.

Über die Bedeutung der Rinde geben die folgenden Rindenringelungsversuche einigen Aufschluß.

Tabelle 27.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,8 m	60	0,7 m	0 m	nackt	7. V.	8 Tage blieben die Blätter vollständig turgeszent, nach 15 Tagen waren sie welk, nach 25 Tagen dürr.
0,6 „	40	0,5 „	0 „	Baumwachs	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,8 m	100	0,1 m	0 m	nackt	7. 5.	3 Monate lang blieben die Blätter turgeszent und begannen hierauf langsam zu dorren.
1 „	140	0,1 „	0 „	„	7. 5.	Die Blätter blieben beinahe 3 Monate turgeszent, nach 3 1/4 Monat waren sie dürr.

Der Unterschied zwischen der langen und kurzen Ringelung ist hier außerordentlig auffällig. Längere Ringelungen wurden viel weniger gut ertragen als bei *Fagus*, wo die Blätter 1 Monat u. noch länger turgeszent bleiben konnten. Die kurzen Basisringelungen lassen dagegen monatelang keine schädliche Einwirkung bemerken. Immerhin ist auch hier die Rinde unentbehrlich, um auf die Dauer einen ausreichenden Wasserzufluß zu ermöglichen. Über die Funktion gelten dieselben Vermutungen wie bei den Coniferen.

Bei den folgenden Versuchen erstreckte sich die Ringelung soweit in den Holzkörper hinein, daß der Astdurchmesser auf die Hälfte reduziert werde.

Tabelle 28.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Astdurchmesser vor d. Ringelg.	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,8 m	95	0,1 m	0 m	6 mm	nackt	7. V.	15 Tage blieben die Blätter vollständig turgeszent, obschon der Ast gebrochen war, hierauf begannen sie zu welken und waren nach 3 Wochen dürr.
0,8 „	130	0,1 „	0 „	8 „	„	7. V.	Die Blätter blieben 1—2 Tage weniger lang turgeszent, im übrigen war das Verhalten dasselbe; der Ast war ebenfalls gebrochen.

Das Absterben erfolgt außerordentlich viel rascher als bei den entsprechenden Rindenringelungen; der periphere Teil des Holzkörpers wird daher bei der Wasserleitung eine wichtige Rolle spielen. Die folgende Tabelle enthält die Versuche, bei denen ein Sektor entfernt wurde, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnitts betrug.

Tabelle 29.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,9 m	110	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	7. V.	Die Blätter blieben, obschon der Ast gebrochen war, 3 Wochen turgeszent, nach 4 weiteren Tagen waren sie dürr.
0,7 „	65	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	Die Blätter waren, obschon der Ast gebrochen, noch nach 4 Monaten turgeszent
0,7 „	130	0,1 „	0 „	drei Viertel	„	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,5 „	90	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	Die Blätter blieben, obschon der Ast gebrochen war, 3 Wochen turgeszent, nach weiteren 4 Tagen waren sie dürr.

Auch hier reicht also ein kleiner Teil des Querschnittes aus, um eine genügende Wassermenge zu befördern, sobald in dem übrig

bleibenden Stück die peripheren Holzschichten intakt gelassen werden. Wenn in 2 Fällen die Blätter bald abstarben, so ist das die Folge der außerordentlich starken Reduzierung des wirksamen Querschnittes durch den Astbruch. Bei den beiden anderen Versuchsästen war die operierte Stelle zwar auch beschädigt, aber doch nicht in so hohem Maße.

Die Resultate der vorliegenden Versuche mit *Prunus avium* lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

Ein ausreichender Wassertransport durch die *Prunus*-Äste ist ohne die Beteiligung lebender Astzellen an der Hebungsarbeit unmöglich. Besonders nachteilig wirkte die Abtötung in der Nähe der Spitze, was durch die schwächere Transpirationssaugung, infolge der Reduktion der Blattzahl, und durch das kleinere Wasserreservoir, infolge der Reduktion der über der toten Stelle gelegenen Astpartie, sich erklären dürfte. Auch die Rinde ist unentbehrlich. Wahrscheinlich dient sie aber in der Regel weder als Leitbahn, noch zur Erzeugung von Transportkräften, sondern einfach als schützender Mantel. Die schädliche Wirkung der Holzringelungen im Vergleich mit den entsprechenden Rindenringelungen zeigt, daß die Wasserleitung in den basalen Zweigpartien in den peripheren Teilen des Holzkörpers erfolgt. Zur genügenden Wasserzufuhr über eine dezimeterlange Strecke reicht ein geringer Bruchteil des Querschnittes aus, so lange derselbe intakt gelassen wird. Von Bedeutung ist jedenfalls auch der Umstand, daß der Holzkeil in der peripheren Partie dicker wird, und das daher diejenigen Teile durch Austrocknen am wenigsten zu leiden haben, die in erster Linie am Saftsteigen beteiligt sind.

VII. *Viburnum lantana.*

Die Versuche wurden an Stämmchen ausgeführt. Tabelle 30 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Bei den geringen Differenzen in der Länge der toten Strecke war kein Unterschied im Verhalten der Blätter nachzuweisen. Ähnlich wie bei *Prunus* so erfolgte auch hier das Welken rascher, wenn die tote Strecke nicht an der Basis, sondern näher bei der Spitze lag. Dieser Erscheinung dürfte in beiden Fällen dieselbe Ursache zugrunde liegen. Zu einer ausreichenden Wasserversorgung ist auch bei *Viburnum* die Mitwirkung der lebenden Stammzellen an der Hebungsarbeit erforderlich.

Tabelle 30.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
0,9 m	30	0,1 m	0 m	4. V.	Blätter nach 24 Tagen noch ganz turgeszent, hierauf welkten sie. Das Stämmchen ist an der abgetöteten Stelle 2jährig, Verstopfungen sind selten.
1,3 „	28	0,1 „	0 „	4. V.	Verhalten wie oben, nur fehlten hier die Verstopfungen vollständig.
0,8 m	8	0,1 „	0,4 m	4. V.	Die Blätter begannen nach 18 Tagen zu welken.
0,7 m	6	0,03 m	0 m	25. VI.	Nach 22 Tagen waren die Blätter noch turgeszent, nach 26 Tagen dürr.
0,6 „	15	0,03 „	0 „	25. VI.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Wie rasch das Welken der frei im Walde aufgehängten Sprosse erfolgte, zeigen die folgenden Versuche.

Tabelle 31.

Stammlänge	Blattzahl	Zeit der Versuchsanstellung	
0,7 m	32	8. V.	In 4 Tagen waren die Blätter beinahe, in 7 Tagen völlig dürr.
0,6 „	25	8. V.	Desgleichen.

Hieraus geht hervor, daß über die abgetöteten Strecken anfänglich noch ziemliche Wassermengen befördert werden.

Über die Bedeutung der Rinde geben die folgenden Rindenringelungsversuche einigen Aufschluß.

Tabelle 32.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,7 m	10	0,6 m	0 m	Baumwachs	7. V.	3 Monate blieben die Blätter turgeszent, nach $3^1/_2$ Monaten waren sie dürr.
0,9 „	21	0,8 „	0 „	nackt	7. V.	Nach 1 Monat waren noch alle Blätter turgeszent. Nach 2 Monaten waren die oberen Blätter dürr, die unteren turgeszent. Nach $2^1/_2$ Monaten waren alle Blätter dürr.

Fortsetzung der Tabelle 32.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,5 m	12	0,1 m	0 m	nackt	7. V.	Blätter nach 1 Monat turgeszent, nach 2 Monaten welk, nach $2^1/_2$ Monaten dürr.
0,9 „	25	0,1 „	0 „	„	7. V.	Die Blätter bleiben 3 Monate turgeszent, nach $3^1/_2$ Monaten waren sie dürr.

Die Ringelung wurde, besonders in einem Falle, außerordentlich gut ertragen. Auch hier dient die Rinde sicher nur als schützender Mantel. Das monatelange Turgeszentbleiben der Blätter in dem ersten Ringelungsversuch ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß der entblößte Holzkörper mit Baumwachs bedeckt und dadurch der fehlende Rindenschutz einigermaßen ersetzt wurde.

Bei den folgenden Versuchen erstreckte sich die Ringelung so weit in den Holzkörper hinein, daß der Astdurchmesser auf die Hälfte reduziert werde.

Tabelle 33.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Stammdurchmesser vor der Ringelung	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,7 m	46	0,1 m	0 m	6 mm	nackt	7. V.	Nach 8 Tagen begann der Rand an einigen Blättern braun zu werden, aber erst nach 25 Tagen waren die Blätter dürr.
0,4 „	22	0,1 „	0 „	5 „	„	7. V.	Nach 8 Tagen begannen die Blätter zu welken, nach 15 Tagen waren sie dürr.

Das Welken erfolgt außerordentlich viel rascher als bei der entsprechenden Rindenringelung. Hieraus folgt, daß die Wasserleitung im Holzkörper vor sich geht. Da das Mark verhältnismäßig sehr weit ist, so blieb an der geringelten Strecke nur noch ein sehr geringer Bruchteil des Holzkörpers übrig.

Die folgende Tabelle enthält die Versuche, bei denen ein Sektor entfernt wurde, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnitts betrug.

Tabelle 34.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Stammbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,5 m	16	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	7. V.	Nach $5^1/_2$ Monaten waren die Blätter noch völlig turgeszent, obschon der Ast gebrochen war.
0,5 „	12	0,1 „	0 „	drei Viertel	„	7. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,5 „	24	0,1 „	0 „	„	„	7. V.	Desgleichen.

Auch bei *Viburnum lantana* reicht somit ein kleiner Teil des Querschnitts aus, um eine genügende Wassermenge zu befördern, sobald in dem übrig bleibenden Stück die Holzschichten intakt gelassen werden.

Die Resultate der vorliegenden Versuche lassen sich in ähnlicher Weise zusammenfassen wie bei *Prunus avium*. Besonders auffallend ist die geringe Schädigung durch die Rindenringelungen.

VIII. *Lonicera xylosteum.*

Die Versuche wurden an kleinen Stämmchen ausgeführt. Tabelle 35 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 35.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetöteten Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Stammbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
0,6 m	45	0,1 m	0 m	4. V.	Nach 4 Tagen waren die Blätter schwach, nach 5 Tagen deutlich welk. Die anatomische Untersuchung ergab keine Verstopfungen.
0,7 „	45	0,1 „	0 „	4. V.	Verhalten wie oben, nur erfolgte die anatomische Untersuchung erst nach 1 Monat, als die Blätter ganz dürr waren. Keine Verstopfungen.
0,8 „	65	0,1 „	0 „	4. V.	Nach 5 Tagen waren die Blätter welk, nach 1 Monat dürr. Keine Verstopfungen.

Das Welken erfolgte hier sehr rasch, was einerseits auf die starke Reaktionsfähigkeit der Blätter, anderseits aber entschieden auf die große Bedeutung der lebenden Zellen beim Saftsteigen zurückzuführen ist. Die Untersuchung zeigte keine Verstopfungen, so daß also das Welken einzig eine Folge zu schwacher Hebungsarbeit war.

IX. *Sorbus aucuparia.*

Die Versuche wurden an kleinen Stämmchen ausgeführt. Tabelle 36 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 36.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetöteten Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Stammbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,3 m	17	0,1 m	0 m	4. V.	Die Blätter blieben 34 Tage turgeszent, nach 48 Tagen waren sie dürr.
1,1 „	20	0,1 „	0 „	4. V.	Die Blätter blieben 24 Tage turgeszent, nach 28 Tagen waren sie dürr. Oberhalb der toten Strecke fanden sich zahlreiche Verstopfungen; unterhalb fehlten sie.
1,4 m	10	0,1 m	1 m	4. V.	Nach 8 Tagen welkten die Blätter. Über der toten Strecke fanden sich zahlreiche Gefäßverstopfungen; unterhalb fehlten sie.
1,4 „	12	0,1 „	1 „	4. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Diese Versuche zeigen deutlich, daß zu einem ausreichenden Wassertransport auch hier die lebenden Stammzellen erhalten bleiben müssen. Dagegen ist aus den vorliegenden Versuchen nicht zu ersehen, ob das Absterben infolge des Kräftedefizits oder nur wegen der zahlreichen Verstopfungen erfolgte.

X. *Sorbus aria.*

Die Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die in einer Höhe von 1—2 m über dem Boden inseriert waren. Tabelle 37 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 37.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetöteten Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,6 m	50	0,8 m	0 m	1. VI.	Nach 15 Tagen waren die Blätter z. T. welk, nach 20 Tagen welk bis dürr. Oberhalb der toten Strecke fanden sich, besonders im Frühholz, zahlreiche Verstopfungen; unterhalb fehlten sie.
1,7 „	10	0,8 „	0 „	1. VI.	Nach 10 Tagen verfärbten sich die Blattränder braun. Zahlreiche Verstopfungen über der toten Strecke.

Fortsetzung der Tabelle 37.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetöteten Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,5 m	40	0,1 m	0,9 m	1. VI.	Die Blätter blieben 15 Tage ganz turgeszent, nach 20 Tagen waren sie welk. Oberhalb der toten Strecke zahlreiche Verstopfungen, aber nur im Frühholz; verstopfte Zone 1—2 cm lang; unterhalb keine Verstopfungen.
1,3 „	10	0,1 „	0,8 „	1. VI.	Blätter nach 20 Tagen turgeszent, nach 27 Tagen dürr.
0,8 m	10	0,1 m	0 m	1. VI.	Blätter nach 20 Tagen turgeszent, nach 25 Tagen welk.
0,9 „	32	0,1 „	0 „	1. VI.	Blätter nach 15 Tagen turgeszent, nach 20 Tagen welk.
0,5 m	8	0,03 m	0 m	25. VI.	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, nach 26 Tagen dürr.
0,9 „	40	0,03 „	0 „	25. VI.	Blätter nach 26 Tagen turgeszent.

Bei verschiedener Länge der abgetöteten Strecke blieben die Blätter nicht gleich lang turgeszent; am längsten hielten sie sich bei der kürzesten Abtötung frisch und am kürzesten bei der längsten. Die Differenzen sind jedoch nicht so groß und nicht so regelmäßig wie bei *Fagus.* Dies dürfte in erster Linie auf die zahlreichen Verstopfungen zurückzuführen sein, da in diesem Falle ein größeres oder geringeres Defizit in der Hebungskraft bedeutungslos ist. Auch die Lage der toten Strecke, die bei anderen Pflanzen oft von großem Einfluß war, ist hier ohne Bedeutung. Die Tatsache, daß bei kurzer abgetöteter Zone die Blätter bis 26 Tage lang turgeszent zu bleiben vermochten, während sie bei langer toter Strecke schon nach 10 Tagen abzusterben begannen, läßt sich nicht durch Verschiedenheiten in der Verstopfung erklären. Wir werden hierdurch vielmehr zur Annahme gezwungen, daß auch bei *Sorbus aria* die lebenden Zellen an der Erzeugung der Hebungsarbeit mitwirken.

Tabelle 38.

Astlänge	Blattzahl	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Am folgenden Tage waren die Blätter welk, nach 3 Tagen dürr.
1 „	10	6. VII.	

Die Versuche über das Welken frei aufgehängter Sprosse (Tabelle 38) wurden im Laboratorium ausgeführt und dürften dabei etwas zu kleine Zahlen ergeben haben.

Nach den Versuchen mit Zweigen anderer Pflanzen, die z. T. im Freien, z. T. im Laboratorium aufgehängt wurden, erfolgt das Welken im Laboratorium ungefähr dreimal so rasch. Wenn wir auch die obigen Zahlen verdreifachen, so fand das Welken immerhin doch noch bedeutend rascher statt als bei den Abtötungsversuchen, es mußte also über die tote Strecke noch Wasser transportiert worden sein.

Über die Bedeutung der Rinde geben die folgenden Rindenringelungsversuche einigen Aufschluß.

Tabelle 39.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,1 m	60	1 m	0 m	nackt	16. VI.	10 Tage blieben alle Blätter turgeszent, hierauf wurden die Spitzenblätter dürr, während die anderen turgeszent blieben. Erst nach 5 Woch. waren alle Blätter dürr.
1,1 „	10	1 „	0 „	„	16. VI.	Blätter nach 10 Tag. welk, nach 12 Tag. dürr.
1,1 m	55	0,1 m	0 m	nackt	16. VI.	Blätter nach 5 Wochen turgeszent.
1,1 „	10	0,1 „	0 „	„	16. VI.	Blätter nach 5 Wochen turgeszent, nach 6 Wochen dürr.
1,6 m	35	0,1 m	1 m	nackt	16. VI.	Blätter nach 5 Wochen turgeszent.
1,4 „	8	0,1 „	0,9 „	„	16. VI.	3 Wochen blieben die Blätter turgeszent, hierauf begannen sie zu dorren. Die anatomische Untersuchung ergab die folgenden Resultate: keine nennenswerten Verstopfungen; Luft war in den Gefäßen weder in größerer Menge, noch in anderer Verteilung nachweisbar als in den normalen Zweigen. Der einzige mikroskopisch nachweisbare Unterschied war der, daß die lebenden Zellen in der geringelten Partie getötet waren.

Die kurzen Ringelungen waren viel weniger schädlich als die langen. Die Rinde wirkt auch hier in bezug auf das Saftsteigen hauptsächlich oder gänzlich nur als schützender Mantel. Da die anatomischen Untersuchungen innerhalb der geringelten Strecke keine anderen Veränderungen nachweisen konnten als die Tötung der lebenden Zellen, so ist auch aus diesen Versuchen mit ziemlicher Sicherheit

anzunehmen, daß bei *Sorbus aria* die lebenden Zellen an der Erzeugung der Hebungsarbeit mitbeteiligt sind.

Bei den folgenden Versuchen wurde ein Sektor entfernt, der bald die Hälfte, bald 3/4 des Querschnittes betrug.

Tabelle 40.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,4 m	10	1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	Nach nahezu 2 Monaten waren die Blätter noch ganz turgeszent; länger konnten die Versuche nicht verfolgt werden, da der Baum umgehauen wurde.
2 „	55	1 „	0 „	„	„	5. VII.	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,7 „	10	1 „	0 „	drei Viertel	„	5. VII.	Desgleichen.
1,9 „	85	1 „	0 „	„	„	5. VII.	Desgleichen, obschon der Ast gebrochen war.

Trotzdem hier die operierte Stelle nicht nur 1 dm lang war, wie bei den bisherigen Versuchspflanzen, sondern 1 m, so blieben die Blätter doch völlig turgeszent, solange die Beobachtungen fortgesetzt wurden. Es reicht somit ein kleiner Teil des Querschnittes für 1/2 bis 3/4 Astlänge aus, um eine genügende Wassermenge zu befördern. Vorausgesetzt ist nur, daß das übrig bleibende Stück intakt gelassen wird.

XI. *Cornus sanguinea.*

Die Versuche wurden an jungen Stämmen ausgeführt. Tabelle 41 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 41.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Stammbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
2,3 m	300	0,8 m	0 m	31. V.	Nach 11 Tagen begann der Rand bei einigen Blättern dürr zu werden. Das Welken und Verdorren schritt aber nur langsam vorwärts. Die oberen Blätter blieben am längsten turgeszent. Erst nach 1 1/2 Monaten waren alle Blätter dürr.

Fortsetzung der Tabelle 41.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Stammbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,1 m	200	0,1 m	0 m	31. V.	Nach 26 Tagen begannen die Blätter zu welken, nach 28 waren sie dürr.
1,1 „	10	0,1 „	0 „	31. V.	Nach 28 Tagen begannen die Blätter zu welken, nach $1^1/_2$ Monaten waren sie dürr.
2,1 m	100	0,1 m	1,4 m	31. V.	Nach 7 Tagen begannen die Blätter zu welken, nach 26 waren sie dürr. Die anatomische Untersuchung ergab keine Verstopfungen.

Am nachteiligsten wirkte die Abtötung auf eine kurze Strecke in der Nähe der Zweigspitze. Ob das langsame Absterben bei der basalen Abtötung auf 80 cm Länge auf die größere Blattzahl oder auf andere, unbekannte individuelle Verschiedenheiten zurückzuführen ist, kann nur durch eine größere Zahl analoger Versuche ermittelt werden.

Wie rasch das Welken frei aufgehängter Zweige erfolgt, geht aus den folgenden Versuchen hervor, die allerdings im Laboratorium ausgeführt wurden und daher, ähnlich wie bei *Sorbus aria*, etwas zu kleine Zahlen ergaben.

Tabelle 42.

Stammlänge	Blattzahl	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Die Blätter waren schon am folgenden Tag halbdürr.
1 „	10	6. VII.	Desgleichen.

Wenn auch das Welken im Freien etwas langsamer erfolgt sein würde, so geht hieraus doch hervor, das über die abgetötete Strecke noch Wasser transportiert wurde. Das Fehlen von Verstopfungen zeigt, daß das Lebenderhalten des Holzparenchyms nötig ist, um einen Teil der Hebungsarbeit zu beschaffen.

Über die Bedeutung der Rinde geben die folgenden Rindenringelungsversuche einigen Aufschluß.

Tabelle 43.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Stammbasis	Schutz der geringelten Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,1 m	140	1 m	0 m	Asphaltlack	29. V.	Nach 18 Tagen begannen einige Blätter zu welken. Nach 1 ½ Monaten waren die Blätter dürr.
1,1 „	10	1 „	0 „	„	29. V.	Die Blätter blieben 9 Tage turgeszent, nach 13 Tagen waren sie dürr.
2 m	230	0,1 m	0 m	Asphaltlack	29. V.	Die Blätter waren noch nach 2 Monaten turgeszent; hierauf Sproß abgebrochen.
1,4 „	10	0,1 „	0 „	„	29. V.	Die Blätter waren noch nach 3 Monaten turgeszent.
2 m	180	0,1 m	1 m	Asphaltlack	29. V.	Die Blätter waren noch nach 2 Monaten turgeszent; hierauf Sproß abgebrochen.
1,2 „	10	0 m	0,6 „	„	29. V.	Die Blätter blieben 1 ½ Monate turgeszent, nach 2 Monaten waren sie dürr.

Die langen Ringelungen wirkten hier außerordentlich viel nachteiliger als die kurzen.

Bei den folgenden Versuchen wurde ein Sektor entfernt, der bald die Hälfte, bald ¾ des Querschnittes betrug.

Tabelle 44.

Stammlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Stammbasis	Größe des wegoper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,8 m	10	1 m	0 m	Hälfte	nackt	6. VII.	Blätter nach 4 ½ Monaten noch turgeszent.
2 „	250	1 „	0 „	„	„	6. VII.	
2 m	300	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	6. VII.	
2,2 „	10	0,1 „	0 „	„	„	6. VII.	
3,5 m	600	1 m	0 m	drei Viertel	nackt	6. VII.	
2,5 „	10	1 „	0 „	„	„	6. VII.	
2 m	10	0,1 m	0 m	drei Viertel	nackt	6. VII.	
2 „	200	0,1 „	0 „	„	„	6. VII.	

Während der ganzen Dauer der Beobachtungen blieben hier die Blätter auch dann turgeszent, wenn die operierte Strecke 1 m lang war. Die Resultate sind also dieselben wie bei *Sorbus aria*.

XII. *Salix caprea.*

Die Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die in 1—2 m Höhe über dem Boden inseriert waren. Tabelle 45 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 45.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,8 m	130	0,8 m	0 m	31. V.	Die Blätter waren nach 8 Tagen turgeszent, nach 12 Tagen welk, nach 17 Tagen dürr. Keine Verstopfungen.
1,5 „	10	0,8 „	0 „	31. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
0,9 m	70	0,1 m	0 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen turgeszent, nach 12 Tagen welk, nach 22 Tagen dürr. Die peripheren Gefäße sind verstopft, im Maximum bis auf 30 cm Länge; die übrigen, welche weitaus die Mehrzahl ausmachen, sind nicht verstopft.
1 „	10	0,1 „	0 „	31. V.	Blätter nach 17 Tagen turgeszent, nach 22 Tagen welk, nach 27 Tagen dürr.
1,2 m	60	0,1 m	0,5 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen welk, nach 17 Tagen dürr. Keine Verstopfungen.
1,5 „	10	0,1 „	0,8 „	31. V.	Blätter nach 8 Tagen dürr. Keine Verstopfungen.
1,1 m	130	0,03 m	0 m	25. VI.	Blätter noch nach 1 Monat turgeszent.
0,7 „	10	0,03 „	0 „	25. VI.	Blätter begannen nach 12 Tagen zu welken.

Bei allen Versuchen gingen die Blätter in weniger als 1 Monat zugrunde, nur in einem Fall blieben sie länger turgeszent. Da Verstopfungen häufig gänzlich fehlten, so sind also auch hier die lebenden Astzellen an der Erzeugung der Hebungsarbeit mitbeteiligt. Über die Bedeutung der Länge der toten Strecke und der Blattzahl erlauben die Versuche kein abschließendes Urteil. Dagegen werden — ceteris paribus — die Ringelungen an der Basis besser ertragen, als die Ringelungen in der Nähe der Spitze.

Tabelle 46.

Astlänge	Blattzahl	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Die Blätter waren schon am folgenden Tage welk.
1 „	10	6. VII.	

Über das Welken der frei aufgehängten Sprosse geben die vorstehenden Laboratoriumsversuche (Tabelle 46) Auskunft, die allerdings, wie früher, etwas zu kleine Zahlen lieferten.

Auch bei *Salix* wurde somit über die abgetöteten Strecken noch Wasser transportiert.

Über die Bedeutung der Rinde für das Saftsteigen geben die folgenden Rindenringelungsversuche einigen Aufschluß.

Tabelle 47.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	10	0,9 m	0 m	nackt	29. V.	Blätter nach 23 Tagen turgeszent, nach 30 Tagen dürr.
0,9 „	70	0,8 „	0 „	„	29. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,4 m	10	0,1 m	0 m	nackt	29. V.	Blätter nach 7 Wochen turgeszent, nach 9 Wochen welk, nach 3 Monaten dürr.
1,2 „	200	0,1 „	0 „	„	29. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,2 m	230	0,1 m	0,6 m	nackt	29. V.	Blätter nach 7 Wochen turgeszent, nach 9 Wochen welk, nach 3 Monaten dürr.
0,9 „	10	0,1 „	0,5 „	„	29. V.	Blätterr nach 1 Monat dürr.

Die kurzen Ringelungen wurden besser ertragen als die langen. Zur Beurteilung der Bedeutung der Lage der Ringelung und der Blattzahl reichen die vorliegenden Versuche nicht aus.

XIII. *Acer pseudoplatanus.*

Die Versuche wurden an Ästen ausgeführt die in 0,5—2 m Höhe über dem Boden inseriert waren. Tabelle 48 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 48.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetöt. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,2 m	10	0,8 m	0 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen dürr. Keine Verstopfungen.
2,1 „	55	0,8 „	0 „	31. V.	Nach 8 Tagen begannen die Blätter an der Astspitze zu welken; nach 17 Tagen waren noch ein paar Blätter turgeszent. Nach 27 Tagen waren alle Blätter dürr.

Fortsetzung der Tabelle 48.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetöt. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	22	0,1 m	0 m	31. V.	Blätter nach 17 Tagen turgeszent, nach 22 Tagen welk, nach 27 Tagen dürr.
1,1 „	6	0,1 „	0 „	31. V.	Blätter nach 17 Tagen turgeszent, nach 22 Tagen schwach welk, nach 27 Tagen z. T. dürr.
2 m	25	0,1 m	1,6 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen an der Astspitze welk. Nach 17 Tagen dürr. Zahlreiche Verstopfungen über der toten Strecke.
1,2 „	10	0,1 „	0,9 „	31. V.	Verhalten wie oben, nur fehlt die anatomische Untersuchung.

Unter sonst gleichen Umständen wirkt die Abtötung um so schädlicher, je länger die abgetötete Strecke ist. Die Abtötung an der Astbasis wird — ceteris paribus — besser ertragen, als in der Nähe der Astspitze. Da das Absterben der Blätter auch dann erfolgt, wenn Verstopfungen fehlen, so sind auch hier die lebenden Zellen an der Hebungsarbeit beteiligt.

Über das Welken der abgeschnittenen Sprosse geben die folgenden Laboratoriumsversuche Aufschluß, bei denen allerdings die Zahlen etwas kleiner sind, als bei entsprechenden Versuchen im Freien.

Tabelle 49.

Astlänge	Zahl der Blätter	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Blätter schon am folgenden Tage welk, nach 3 Tagen dürr.
1 „	10	6. VII.	

Auch hier wurde über die toten Strecken noch Wasser befördert.

Über die Bedeutung der Rinde für das Saftsteigen geben die folgenden Rindenringelungsversuche einigen Aufschluß.

Die langen Ringelungen wirken bedeutend schädlicher als die kurzen; bei den letztern scheinen die Basisringelungen besser ertragen zu werden.

Tabelle 50.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	36	0,9 m	0 m	nackt	30. V.	Blätter nach 9 Tagen turgeszent, nach 13 Tagen z. T. welk, nach 28 Tagen dürr.
1 „	10	0,9 „	0 „	„	30. V.	Blätter nach 9 Tag. welk, nach 13 Tag. dürr.
1 „	5	0,9 „	0 „	„	30. V.	Blätter nach 9 Tagen turgeszent, nach 13 Tagen welk, nach 18 Tagen z. T. dürr.
1,8 m	60	0,1 m	0 m	nackt	30. V.	Blätter nach 7 Wochen turgeszent, nach 9 Wochen welk, nach 11 Wochen dürr.
1,7 „	10	0,1 „	0 „	„	30. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,3 m	30	0,1 m	0,9 m	nackt	30. V.	Blätter nach 5 ½ Wochen noch turgeszent, obschon der Ast gebrochen war; nach 7 Wochen dürr.

XIV. *Acer campestre.*

Die Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die ½ bis 2 m über dem Boden inseriert waren. Tabelle 51 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 51.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,7 m	140	0,8 m	0 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen welk, nach 12 Tagen z. T. dürr. Ziemlich viel Verstopfungen über der toten Strecke.
1,5 „	10	0,8 „	0 „	31. V.	Blätter nach 8 Tagen welk, nach 17 Tagen dürr.
1,1 m	180	0,1 m	0 m	31. V.	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, nach 29 Tagen dürr. Periphere Verstopfungen über der toten Strecke.
0,9 „	10	0,1 „	0 „	31. V.	Blätter nach 17 Tag. turgeszent, nach 27 Tag. dürr.
1,3 m	10	0,1 m	0,9 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen welk, nach 12 Tagen dürr. Sehr wenige periphere Verstopfungen über der toten Strecke, keine Verstopfungen unterhalb.
1,9 „	45	0,1 „	1,3 „	31. V.	Blätter nach 8 Tagen welk, nach 17 Tagen dürr.
0,9 m	50	0,03 m	0 m	25. VI.	Blätter nach 22 Tag. turgeszent, nach 2 Mon. dürr.
0,8 „	10	0,03 „	0 „	25. VI.	Desgleichen.

Bei Abtötung an der Basis erfolgt das Welken um so rascher, je länger die tote Zone ist. Besonders ungünstig wirkt die Ab-

tötung in der Nähe der Zweigspitze; das Welken erfolgte hier bei kurzer toter Strecke ebenso rasch wie bei der basalen Abtötung auf 80 cm Länge. Da das Absterben auch dann erfolgt, wenn nur sehr wenig Verstopfungen vorhanden sind, so haben wir auch hier eine Beteiligung der lebenden Zellen an der Hebungsarbeit anzunehmen.

Über das Welken der abgeschnittenen Sprosse geben die folgenden Laboratoriumsversuche Aufschluß, die gleich wie die entsprechenden früheren Experimenten etwas zu kleine Werte liefern.

Tabelle 52.

Astlänge	Zahl der Blätter	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Blätter am folgenden Tage halbdürr, nach 3 Tagen dürr.
1 "	10	6. VII.	Blätter am folgenden Tage z. T. turgeszent, z. T. halbdürr, nach 3 Tagen dürr.

Auch hier wurde also über die tote Strecke Wasser befördert. Tabelle 53 enthält die Rindenringelungsversuche.

Tabelle 53.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,1 m	120	1 m	0 m	nackt	29. V.	Blätter nach 10 Tagen welk, erst nach 29 Tagen dürr.
1,1 "	10	1 "	0 "	"	29. V.	Blätter nach 10 Tagen turgeszent, nach 19 Tagen dürr.
1 m	80	0,9 m	0 m	Asphaltlack	28. V.	Blätter beginnen nach 11 Tagen zu welken, nach 25 Tagen sind sie dürr.
0,9 m	90	0,8 "	0 "	"	28. V.	
1,4 m	210	0,1 m	0 m	nackt	29. V.	Blätter nach 24 Tagen turgeszent, nach 31 Tagen dürr.
1,3 "	10	0,1 "	0 "	"	29. V.	
2 m	100	0,1 m	0 m	Asphaltlack	28. V.	Blätter nach 30 Tagen turgeszent, nach 41 Tagen dürr.
1,3 m	10	0,1 "	0 "	"	28. V.	
1,2 m	60	0,1 m	0,5 m	Asphaltlack	28. V.	Blätter nach 25 Tagen turgeszent, nach 32 Tagen dürr.
1,2 "	10	0,1 "	0,6 "	"	28. V.	Blätter nach 20 Tagen turgeszent, nach 25 Tagen welk, nach 32 Tagen dürr.

Die Blätter welken um so rascher, je länger die Ringelung ist, Der Überzug der geringelten Strecke mit Asphaltlack verlangsamte

bei den kürzeren Ringelungen an der Basis das Absterben bedeutend. Auch hier waren die Ringelungen in der Nähe der Spitze etwas nachteiliger als die entsprechenden Ringelungen an der Basis.

Die folgende Tabelle enthält die Versuche, bei denen ein Sektor entfernt wurde, der bald die Hälfte, bald ³/₄ des Querschnittes betrug.

Tabelle 54.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der oper. Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,8 m	150	1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	Blätter nach 4 ½ Monaten turgeszent.
1,8 „	10	1 „	0 „	„	„	5. VII.	
1,2 m	100	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	
1,2 „	10	0,1 „	0 „	„	„	5. VII.	
1,6 m	140	1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
2 „	10	1 „	0 „	„	„	5. VII.	
1,4 m	140	0,1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
1,6 „	10	0,1 „	0 „	„	„	5. VII.	

Die Blätter blieben also auch hier, selbst bei 1 m langer operierter Strecke, während der ganzen Dauer der Beobachtungen turgeszent. Die Resultate sind somit dieselben wie bei den entsprechenden Versuchen mit andern Pflanzen.

XV. *Corylus avellana.*

Die Versuche wurden an Ästen ausgeführt, die in 1—2 m Höhe über dem Boden inseriert waren. Tabelle 55 (S. 328) enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Bei kürzern toten Strecken blieben die Blätter länger turgeszent. Ein Einfluß der Lage der toten Strecke und der Zahl der Blätter ist aus den vorliegenden Versuchen nicht mit Sicherheit zu erkennen. Obschon in dem einzigen anatomisch untersuchten Ast Verstopfungen vorhanden waren, so können sie allein das Welken nicht erklären; da nämlich die Verstopfungen innerhalb der toten Strecke fehlen, so hätte die Länge der toten Strecke für die Schnelligkeit des Welkens bedeutungslos sein müssen. Wir haben somit auch hier anzunehmen, daß die lebenden Zellen an der Hebungsarbeit beteiligt sind.

Tabelle 55.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,5 m	70	0,8 m	0 m	1. VI.	Blätter nach 6 Tag. z. T. welk, nach 20 Tag. dürr.
1,2 m	100	0,1 m	0 m	1. VI.	Blätter nach 28 Tag. turgeszent, nach 44 Tag. dürr.
1 „	10	0,1 „	0 „	1. VI.	Blätter nach 16 Tag. turgeszent, nach 26 Tag. dürr.
1,4 m	50	0,1 m	0,8 m	1. VI.	Blätter nach 16 Tagen etwas welk, nach 26 Tagen dürr. Verstopfungen vorhanden.
2 „	10	0,1 „	1,4 „	1. VI.	Blätter nach 16 Tag. turgeszent, nach 26 Tag. dürr.
0,8 m	10	0,03 m	0 m	25. VI.	Blätter nach 22 Tag. turgeszent, nach 26 Tag. dürr.
1,4 „	70	0,03 „	0 „	25. VI.	

Über das Welken der abgeschnittenen Sprosse geben die folgenden Laboratoriumsversuche Aufschluß.

Tabelle 56.

Astlänge	Zahl der Blätter	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Blätter am folgenden Tage welk bis dürr, nach 3 Tag. dürr.
1 „	10	6. VII.	Blätter am folgenden Tage welk, nach 3 Tagen dürr.

Wenn im Laboratorium das Welken auch etwas rascher erfolgte als in der freien Natur, so mußte doch über die toten Strecken,

Tabelle 57.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,8 m	35	0,7 m	0 m	nackt	30. V.	Blätter nach 8 Tagen z. T., nach 17 Tagen ganz dürr.
0,8 „	10	0,7 „	0 „	„	30. V.	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, nach 17 Tagen dürr.
1,1 m	100	0,1 m	0 m	nackt	30. V.	Blätter noch nach nahezu 3 Monaten turgeszent.
1,1 „	10	0,1 „	0 „	„	30. V.	Blätter nach 38 Tagen turgeszent, nach 48 Tagen dürr.
1 m	10	0,1 m	0,5 m	nackt	30. V.	Blätter nach 40 Tagen turgeszent, nach 48 Tagen dürr.
1,3 „	35	0,1 „	0,8 „	„	30. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.

besonders wenn sie kurz waren, noch Wasser in ziemlicher Menge geleitet werden.

Tabelle 57 (S. 328) enthält die Rindenringelungsversuche.

Die langen Ringelungen sind nachteiliger als die kurzen. In einem Falle wurde die Ringelung an der Basis bedeutend besser ertragen, als die entsprechende Ringelung in der Nähe der Spitze.

Bei den folgenden Versuchen wurde ein Sektor entfernt, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnittes betrug.

Tabelle 58.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
2,5 m	180	1 m	0 m	Hälfte	nackt	6. VII.	Blätter nach $4^1/_2$ Monaten turgeszent.
3 "	10	1 "	0 "	"	"	6. VII.	
1 m	90	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	6. VII.	
1,5 "	10	0,1 "	0 "	"	"	6. VII.	
1,8 m	150	1 m	0 m	drei Viertel	nackt	6. VII.	
1,5 "	10	1 "	0 "	"	"	6. VII.	
0,7 m	50	0,1 m	0 m	drei Viertel	nackt	6. VII.	
1 "	10	0,1 "	0 "	"	"	6. VII.	

Die Resultate sind dieselben wie bei den entsprechenden Versuchen mit andern Pflanzen.

XVI. *Fraxinus excelsior.*

Die Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die $^1/_2$—5 m über dem Boden inseriert waren. Tabelle 59 (S. 330) enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Die Blätter blieben um so länger turgeszent, je kürzer die abgetötete Strecke war. Ein Einfluß der Lage der toten Strecke und der Zahl der Blätter ließ sich nicht bemerken, dagegen ist die Versuchszeit von Einfluß, indem unter sonst gleichen Umständen das Welken im Juni rascher erfolgte als im Juli, was jedenfalls auf das größere Alter und die damit verbundene derbere Beschaffenheit der Blätter zurückzuführen ist. Verstopfungen fehlten, so daß also auch hier eine Beteiligung der lebenden Zellen an der Hebungsarbeit anzunehmen ist.

Tabelle 59.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,2 m	6	0,8 m	0 m	31. V.	Blätter schon am folgenden Tag etwas welk. Die nach 8 Tagen erfolgende anatomische Untersuchung ergab keine Verstopfungen.
1,4 „	15	0,8 „	0 „	31. V.	Verhalten wie oben; die nach 22 Tagen erfolgende Untersuchung ergab keine Verstopfungen.
1,4 „	9	0,8 „	0 „	2. VII.	Blätter nach 1 Woche welk.
1,7 „	11	0,8 „	0 „	2. VII.	Desgleichen.
1 m	14	0,1 m	0 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen welk.
1 „	23	0,1 „	0 „	31. V.	Blätter nach 8 Tagen welk, nach 22 Tagen dürr.
1,8 m	15	0,1 m	1,2 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen welk, keine Verstopfungen.
1,6 „	17	0,1 „	0,9 „	31. V.	Desgleichen.
1,1 m	35	0,03 m	0 m	25. VI.	Blätter nach 19 Tagen turgeszent, nach 22 Tagen welk, nach 26 Tagen dürr.
0,6 „	10	0,03 „	0 „	25. VI.	Blätter nach 22 Tagen turgeszent, nach 26Tagen dürr.

Über das Welken der abgeschnittenen Sprosse geben die folgenden Laboratoriumsversuche Aufschluß.

Tabelle 60.

Astlänge	Zahl der Blätter	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Blätter nach 1 Tag welk, nach 3 Tagen beinahe dürr.
1 „	10	6. VII.	

Hier wurde somit wenigsten über die kurzen toten Zonen mit Sicherheit noch Wasser befördert.

Die folgende Tabelle enthält die Rindenringelungsversuche.

Tabelle 61.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,5 m	16	0,45 m	0 m	nackt	30. V.	Nach 9 Tagen beginnen die Blätter zu welken, erst nach 29 Tagen sind sie völlig dürr.
0,9 „	17	0,8 „	0 „	„	30. V.	Nach 2 Tagen beginnen die Blätter zu welken, nach 9 Tagen sind sie z. T. dürr.

Fortsetzung der Tabelle 61.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,3 m	52	0,1 m	0 m	nackt	30. V.	Blätter nach 23 Tagen turgeszent, nach 28 Tagen welk, erst nach 39 Tagen dürr.
2,1 „	10	0,1 „	0 „	„	30. V.	Blätter nach 39 Tagen turgeszent.
1,3 m	8	0,1 m	1 m	nackt	30. V.	Blätter nach 23 Tagen turgeszent, nach 30 Tagen dürr.
2,3 „	17	0,1 „	2 „	„	30. V.	Blätter nach 23 Tagen z. T. welk, nach 30 Tagen dürr.

Die langen Ringelungen sind nachteiliger als die kurzen. Eine Bedeutung der Lage der Ringelung und der Blattzahl ist aus den vorliegenden Versuchen nicht zu ersehen.

Bei den folgenden Versuchen wurde ein Sektor entfernt, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnitts betrug.

Tabelle 62.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
2,3 m	30	1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	nach $4^1/_2$ Monaten waren die Blätter turgeszent.
2,5 „	10	1 „	0 „	„	„	5. VII.	
1,1 m	8	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	
2,3 m	10	1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
2 „	30	1 „	0 „	„	„	5. VII.	

Die Resultate sind dieselben wie bei den entsprechenden Versuchen mit anderen Pflanzen.

XVII. *Ulmus montana.*

Die Versuche wurden an Asten ausgeführt, die in einer Höhe von $^1/_2$ bis 2 m über dem Boden inseriert waren. Tabelle 63 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Die Abtötung auf 80 cm Länge wirkte bedeutend nachteiliger, als die Abtötung auf eine kürzere Strecke. Unter sonst gleichen Umständen ist die Abtötung an der Basis weniger schädlich, als in der Nähe der Spitze. Da das Absterben mit gleicher Schnellig-

keit auch dann erfolgte, wenn Verstopfungen fehlten, so haben wir auch hier eine Beteiligung der lebenden Zellen an der Erzeugung der Hebungsarbeit anzunehmen.

Tabelle 63.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetöt. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,4 m	55	0,8 m	0 m	31. V.	Blätter am folgenden Tage welk bis dürr, nach 8 Tagen dürr, einige wenige periphere Verstopfungen.
1,5 „	70	0,8 „	0 „	31. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,2 „	28	0,8 „	0 „	2. VII.	Blätter am folgenden Tag z. T. welk, nach 2 Tagen vollständig welk.
1,4 „	10	0,8 „	0 „	2. VII.	Verhalten wie oben; keine Verstopfungen.
1 m	60	0,1 m	0 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen turgeszent, nach 12 Tagen welk bis dürr, nach 22 Tagen dürr. Ziemlich viel Verstopfungen über der toten Strecke, keine unterhalb.
0,9 „	10	0,1 „	0 „	13. V.	Verhalten wie oben, aber nur wenige periphere Verstopfungen.
2 m	10	0,1 m	1,4 m	31. V.	Blätter nach 8 Tagen welk, nach 12 Tagen dürr.
1,3 „	70	0,1 „	0,6 „	31. V.	Blätter nach 8 Tagen dürr, sehr wenig periphere Verstopfungen.
0,5 m	10	0,03 m	0 m	25. VI.	Blätter nach 3 Tagen turgeszent, nach 8 Tagen dürr. Keine nennenswerten Verstopfungen.
0,6 „	40	0,03 „	0 „	25. VI.	Blätter nach 8 Tag. turgeszent, nach 14 Tag. dürr

Über das Welken der abgeschnittenen Sprosse geben die folgenden Laboratoriumsversuche Aufschluß.

Tabelle 64.

Astlänge	Zahl der Blätter	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Blätter am folgenden Tage welk bis dürr, nach 3 Tagen dürr.
1 „	10	6. VII.	Blätter am folgenden Tage welk, nach 3 Tagen dürr.

Hieraus folgt, daß über die kurzen toten Zonen Wasser transportiert wurde.

Die folgende Tabelle enthält die Rindenringelungsversuche.

Tabelle 65.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
0,9 m	60	0,8 m	0 m	nackt	30. V.	Blätter nach 2 Tagen schwach welk, nach 8 Tagen dürr.
1 „	130	0,9 „	0 „	„	30. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,2 m	10	0,1 m	0 m	nackt	30. V.	Blätter nach 2 Tagen turgeszent, nach 8 Tagen welk, nach 12 Tagen dürr.
1,6 „	350	0,1 „	0 „	„	30. V.	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,2 m	10	0,1 m	0,8 m	nackt	30. V.	Blätter nach 2 Tagen turgeszent, nach 8 Tagen dürr.
2,1 „	55	0,1 „	1,6 „	„	30. V.	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, nach 17 Tagen dürr.

Die langen Ringelungen wirken schädlicher als die kurzen. Ein Einfluß der Lage der Ringelung und der Blattzahl ist aus den vorliegenden Versuchen nicht mit Sicherheit zu entnehmen.

Bei den folgenden Versuchen wurde ein Sektor entfernt, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnitts betrug.

Tabelle 66.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,8 m	200	1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	Blätter nach $4^1/_2$ Monaten turgeszent.
1,6 „	10	1 „	0 „	„	„	5. VII.	
1 m	120	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	
1,1 „	10	0,1 „	0 „	„	„	5. VII.	
1,2 m	10	1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
1,3 „	80	1 „	0 „	„	„	5. VII.	
1,2 m	80	0,1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
1 „	10	0,1 „	0 „	„	„	5. VII.	

Die Resultate sind dieselben wie bei den entsprechenden Versuchen mit andern Pflanzen.

XVIII. *Populus alba.*

Die Versuche wurden an Zweigen ausgeführt, die 1—2 m über dem Boden inseriert waren. Tabelle 67 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 67.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,2 m	60	0,8 m	0 m	2. VII.	Das Absterben der Blätter begann am folgenden Tag. Keine Verstopfungen.
1,2 „	10	0,8 „	0 „	2. VII.	Das Absterben der Blätter begann nach 2 Tagen. Keine Verstopfungen.
1,1 m	110	0,1 m	0,6 m	31. V.	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, nach 17 Tagen welk, nach 22 Tagen dürr. Über der toten Strecke auf eine Länge von 1 cm ziemlich viel Verstopfungen, unterhalb keine.
0,9 „	10	0,1 „	0,4 „	31. V.	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, nach 17 Tagen welk, nach 22 Tagen dürr. Wenige Verstopfungen über der toten Strecke.
0,8 m	110	0,03 m	0 m	25. VI.	Nach 12 Tagen begannen die Blätter abzusterben, nach 19 Tagen waren sie dürr.
1 „	10	0,03 „	0 „	25. VI.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Das Absterben der Blätter erfolgte bedeutend rascher, wenn die tote Strecke 80 cm lang war, als wenn sie eine Länge von 10 oder 3 cm besaß. Da das Absterben auch beim Nichtvorhandensein von Verstopfungen erfolgte, so ist auf eine Beteiligung der lebenden Zellen bei der Erzeugung der Hebungskraft zu schließen.

Über das Welken der abgeschnittenen Sprosse geben die folgenden Laboratoriumsversuche Aufschluß.

Tabelle 68.

Astlänge	Zahl der Blätter	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Blätter am folgenden Tage welk bis dürr, nach 3 Tagen dürr.
1 „	10	6. VII.	Verhalten wie im vorigen Fall.

Auch hier wurde somit über die kurzen toten Strecken Wasser befördert.

Bei sämtlichen Rindenringelungsversuchen waren die Blätter nach 9 Tagen noch unversehrt. Weiter konnten die Beobachtungen nicht fortgesetzt werden, da die Äste von fremder Hand abgerissen worden waren.

Bei den folgenden Versuchen wurde ein Sektor entfernt, der bald die Hälfte, bald $^{3}/_{4}$ des Querschnitts betrug.

Tabelle 69.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der oper. Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
2 m	160	1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	Blätter nach $4^1/_2$ Monaten turgeszent.
1,5 „	10	1 „	0 „	„	„	5. VII.	
1,3 m	160	0,1 m	0 „	Hälfte	nackt	5. VII.	
1,1 „	10	0,1 „	0 „	„	„	5. VII.	
2 m	300	1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
2 „	10	1 „	0 „	„	„	5. VII.	
0,8 m	10	0,1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
0,8 „	100	0,1 „	0 „	„	„	5. VII.	Verhalten wie oben, obschon der Ast gebrochen war.

Das Resultat ist somit dasselbe wie bei den entsprechenden Versuchen mit anderen Pflanzen.

XIX. *Quercus robur.*

Die Versuche wurden an Ästen ausgeführt, die in $^1/_2$ bis 2 m Höhe über dem Boden inseriert waren. Tabelle 70 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 70.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,7 m	10	0,8 m	0 m	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen welk bis dürr. Zahlreiche Verstopfungen.
1,8 „	120	0,8 „	0 „	15. VI.	
2 „	10	0,8 „	0 „	2. VII.	Nach 5 Tagen begannen die Blätter abzusterben. Wenig zahlreiche Verstopfungen in den peripheren Gefäßen.
1,5 „	100	0,8 „	0 „	2. VII.	Blätter nach 7 Tagen turgeszent, nach 12 Tagen z. T. turgeszent z. T. dürr, nach 18 Tag. dürr.
1 m	160	0,1 m	0 m	15. VI.	Blätter nach 11 Tagen turgeszent, nach 13 Tagen z. T. dürr z. T. turgeszent, nach 29 Tag. dürr.
1 „	10	0,1 „	0 „	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen turgeszent, nach 11 Tagen z. T. dürr, nach 29 Tagen dürr.
1,7 m	200	0,1 m	1 m	15. VI.	Blätter nach 11 Tagen turgeszent, nach 13 Tagen z. T. dürr z. T. turgeszent, nach 29 Tag. dürr.
1,6 „	10	0,1 „	1 „	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen turgeszent, nach 11 Tagen z. T. dürr, nach 29 Tagen dürr.
1,5 m	50	0,03 m	0 m	25. VI.	Blätter nach 26 Tag. turgeszent, nach 45 Tag. dürr.
1 „	10	0,03 „	0 „	25. VI.	Blätter nach 22 Tag. turgeszent, nach 26 Tag. dürr.

Die Blätter blieben im allgemeinen um so länger turgeszent, je kürzer die tote Strecke war. Ein Einfluß der Lage der toten Strecke ist aus den vorliegenden Versuchen nicht zu ersehen. Dagegen fand bei großer Blattzahl das Absterben langsamer statt. Besonders auffallend ist das relativ lange Frischbleiben der Blätter, wenn die tote Strecke nur 3 cm lang war. Aus dieser letzten Tatsache geht hervor, daß die Verstopfungen allein das Welken nicht verursachen können, denn sonst müßte es, da die Verstopfungen innerhalb der toten Strecke fehlen, von der Länge der toten Strecke unabhängig sein. Wir kommen somit auch hier zum Schluß, daß eine Beteiligung der lebenden Zellen bei der Hebungsarbeit anzunehmen ist.

Über das Welken der abgeschnittenen Sprosse geben die folgenden Laboratoriumsversuche Aufschluß.

Tabelle 71.

Astlänge	Zahl der Blätter	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII.	Blätter am folgenden Tage welk bis dürr, nach 3 Tagen dürr.
1 „	10	6. VII.	

Wenn auch das Welken im Laboratorium etwas rascher erfolgte als im Freien, so mußte doch, wenigstens über die 3 cm lange tote Strecke, sicher noch viel Wasser transportiert worden sein.

Tabelle 72 enthält die Rindenringelungsversuche.

Tabelle 72.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	110	0,9 m	0 m	nackt	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen turgeszent, nach 13 Tagen dürr.
1,1 „	10	1 „	0 „	„	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen z. T. welk, nach 13 Tagen dürr.
2,1 m	200	0,1 m	0 m	nackt	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen turgeszent, nach 13 Tagen dürr.
1,7 „	10	0,1 „	0 „	„	15. VI.	Verhalten wie im vorigen Fall.
2 m	160	0,1 m	1,2 m	nackt	15. VI.	Blätter nach 18 Tagen turgeszent, nach 21 Tagen z. T. dürr, nach 29 Tagen dürr.
1,8 „	10	„	1 „	„	15. VI.	Blätter nach 22 Tagen turgeszent, nach 29 Tagen dürr.

Bei den Basisringelungen ist die Länge der geringelten Strecke nach den vorliegenden Versuchen ohne Einfluß, ebenso die Zahl der Blätter. Unter sonst gleichen Umständen werden hier die Ringelungen in der Nähe der Spitze viel besser ertragen, als die Ringelungen an der Basis.

Bei den folgenden Versuchen wurde ein Sektor entfernt, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnitts betrug.

Tabelle 73.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
2,2 m	200	1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	Blätter nach 4 $^1/_2$ Monaten turgeszent.
1,8 „	10	1 „	0 ,,	„	„	5. VII.	
1,1 m	180	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	
1 „	10	0,1 „	0 ,,	„	„	5. VII.	
2,3 m	120	1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
2,5 „	10	1 „	0 ,,	„	„	5. VII.	
1,1 m	180	0,1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
1,5 „	10	0,1 „	0 ,,	„	„	5. VII.	

Die Resultate sind dieselben wie bei den entsprechenden Versuchen mit anderen Pflanzen.

XX. *Robinia pseudacacia.*

Die Versuche wurden an Ästen ausgeführt, die in 1—2 m Höhe über dem Boden inseriert waren. Tabelle 74 enthält die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Tabelle 74.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der abgetötet. Strecke	Entfernung der abgetöteten Strecke von der Astbasis	Zeit der Versuchsanstellung	
1,5 m	10	0,8 m	0 m	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen dürr. Sehr wenige, periphere Verstopfungen.
1,8 „	100	0,8 „	0 ,,	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen dürr.
1,2 m	40	0,1 m	0,7 m	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen turgeszent, nach 11 Tag. dürr.
1,1 „	10	0,1 „	0,7 „	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen welk.

Die kurzen toten Strecken wirken weniger nachteilig als die langen. Bei dem sehr spärlichen Vorkommen von Verstopfungen haben wir auch hier eine Beteiligung der lebenden Zellen an der Hebungsarbeit anzunehmen.

Über das Welken der abgeschnittenen Sprosse geben die folgenden Laboratoriumsversuche Aufschluß.

Tabelle 75.

Astlänge	Zahl der Blätter	Zeit der Versuchsanstellung	
1 m	groß	6. VII. 4 h p. m.	Nach 1/2 Stunde waren die Blätter welk, nach 1 Tag dürr.
1 „	10	6. VII. 4 h p. m.	
1 „	groß	6. VII. 5 h p. m.	Nach 1 Stunde waren mehrere Blätter deutlich welk, nach 1 Tag waren die Blätter dürr.
1 „	10	6. VII. 5 h p. m.	

Es ist auffällig, wie außerordentlich rasch die Blätter welken. Wenn auch im Freien das Welken etwas langsamer stattfinden wird, so mußte immerhin über die toten Strecken noch Wasser transportiert worden sein.

Tabelle 76 enthält die Rindenringelungsversuche.

Tabelle 76.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der geringelt. Strecke	Entfernung der geringelten Strecke von der Astbasis	Schutz der geringelt. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,1 m	50	1 m	0 m	nackt	15. VI.	Blätter nach 6 Tagen dürr.
1,2 „	10	1,1 „	0 „	„	15. VI.	
2 m	180	0,1 m	0 m	nackt	15. VI.	Blätter nach 11 Tagen turgeszent, nach 13 Tagen dürr.
2 „	10	0,1 „	0 „	„	25. VI.	Blätter nach 22 Tagen turgeszent, nach 26 Tagen dürr.
2 m	10	0,1 m	1,3 m	nackt	25. VI.	Blätter nach 8 Tagen turgeszent, nach 14 Tagen dürr.
2 „	75	0,1 „	1,3 „	„	25. VI.	Blätter nach 22 Tagen turgeszent, nach 26 Tagen dürr.

Die kurzen Ringelungen werden besser ertragen als die langen. Ein Einfluß der Lage der geringelten Strecken oder der Blattzahl ist nicht nachzuweisen.

Bei den folgenden Versuchen wurde ein Sektor entfernt, der bald die Hälfte, bald 3/4 des Querschnitts betrug.

Tabelle 77.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
1,1 m	60	0,1 m	0 m	Hälfte	nackt	6. VII.	Blätter nach 4 Monaten turgeszent, obschon der Ast gebrochen.
0,8 „	10	0,1 „	0 „	„	„	6. VII.	Blätter nach 4 Mon. turgeszent.
1,3 „	10	0,1 „	0 „	drei Viertel	„	6. VII.	
1,1 „	70	0,1 „	0 „	„	„	6. VII.	Verhalten wie oben, obschon der Ast gebrochen.

Das Resultat ist also dasselbe wie bei den entsprechenden Versuchen mit anderen Pflanzen.

XXI. *Fagus silvatica.*

Mit *Fagus*-Asten wurden einige Versuche ausgeführt, bei welchen ein Sektor entfernt wurde, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnitts betrug.

Tabelle 78.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der oper. Strecke	Entfernung der operierten Strecke von der Astbasis	Größe des weg-oper. Sektors in Bruchteilen d. Querschnitts	Schutz der oper. Strecke	Zeit der Versuchsanstellung	
3 m	300	1 m	0 m	Hälfte	nackt	5. VII.	Blätter nach $4^1/_2$ Monaten turgeszent.
2 „	10	1 „	0 „	„	„	5. VII.	
1,8 m	10	1 m	0 m	drei Viertel	nackt	5. VII.	
2 „	150	1 „	0 „	„	„	5. VII.	

Das Resultat ist also auch hier dasselbe wie bei den übrigen entsprechenden Versuchen. Ähnliche Experimente hatte ich schon früher mit *Fagus* angestellt, nur war damals die operierte Strecke immer unter 30 cm geblieben. Der weitere Verlauf der meisten im vorigen Jahre an *Fagus* ausgeführten und in der schon mehrfach zitierten Arbeit[1]) beschriebenen Versuche konnte nicht verfolgt werden, da die Mehrzahl der Versuchsbäume im Winter gefällt worden war. Die Beobachtungen an den wenigen noch vorhandenen Ästen sind im folgenden zusammengestellt.

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1906.

An einem Ast mit 10 cm langer, tiefer Holzringelung, die einen schützenden Mantel von Baumwachs und Stanniol besaß, hatten sich 170 Blätter entwickelt; das weitere Verhalten konnte nicht verfolgt werden, da der Ast von fremder Hand abgebrochen wurde. Ein zweiter in gleicher Weise geringelter Ast zeigte ein ähnliches Verhalten; auch dieser Ast wurde nachher abgebrochen. An einem Ast, an welchem auf ca. 2 dm der halbe Querschnitt entfernt worden war, hatten sich 15 Blätter entwickelt. Bei allen den Beobachtungen noch zugänglichen Ästen mit abgetöteten Strecken waren die Knospen nicht zur Entwicklung gelangt.

Bei einigen Pflanzen wurden Abtötungsversuche an den Blättern vorgenommen. Die Resultate sind in den folgenden Tabellen zusammengestellt. Die Versuche wurden in der Art ausgeführt, daß man den Stiel der im Walde am Baum befindlichen Blätter, in der Nähe des basalen Endes auf 2 cm mit Wasserdampf abtötete. Die Versuchsanstellung erfolgte bei allen Blättern am 27. oder 28. Juni. Tabelle 79 enthält die Experimente mit *Acer pseudoplatanus.*

Tabelle 79.

Länge des Blattstiels	Länge der Spreite	
15 cm	11 cm	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, hierauf begannen sie abzufallen, nach 19 Tagen waren alle Blätter abgefallen.
9 „	11 „	
10 „	10 „	
9 „	10 „	
4 „	6 „	
5 „	7 „	
8 „	9 „	
11 „	11 „	
7 „	8 „	
7 „	9 „	
8 „	10 „	
17 „	12 „	

Bei den entsprechenden 1 dm langen Abtötungen des Zweiges in der Nähe der Spitze waren die Blätter 17 Tage turgeszent geblieben. Bei Abtötung des Blattstiels wurde eine längere Beobachtung durch das Abfallen der Blätter unmöglich gemacht.

Tabelle 80 enthält die Versuche mit *Acer campestre.*

Tabelle 80.

Länge des Blattstiels	Länge der Spreite	
4,5 cm	5,5 cm	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, nach 19 Tagen waren die meisten Blätter abgefallen, die übrigen turgeszent.
8 „	6 „	
5 „	4,5 „	
9 „	5 „	
8 „	5 „	
8 „	5,5 „	
5,5 „	6 „	
6 „	6 „	
4,5 „	5,5 „	
3,5 „	5,5 „	
4 „	5,5 „	

Bei den entsprechenden 3 cm langen Abtötungen der Äste waren die Blätter noch nach 22 Tagen turgeszent. Bei der Abtötung der Blattstiele wurde eine längere Beobachtung durch das Abfallen der Blätter unmöglich gemacht.

Tabelle 81 enthält die Versuche mit *Fraxinus excelsior*. Außer der Länge des Blattes wurde noch die Zahl der Teilblätter angegeben, da ich häufig, um die Größe der transpirierenden Fläche zu variieren, einige Teilblätter entfernte.

Tabelle 81.

Länge des Blattes	Zahl der Teilblätter		Länge des Blattes	Zahl der Teilblätter	
30 cm	9	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, nach 19 Tagen abgefallen.	21 cm	3	Blätter nach 12 Tagen turgeszent, nach 19 Tagen abgefallen.
30 „	9		21 „	3	
19 „	10		15 „	1	
25 „	10		20 „	1	
29 „	8		19 „	5	
17 „	8		17 „	5	
31 „	5		30 „	9	
28 „	5		25 „	9	

Bei den entsprechenden 3 cm langen Abtötungen der Äste waren die Blätter noch nach 19—22 Tagen turgeszent. Bei der Abtötung der Blattstiele wurde eine längere Beobachtung durch das Abfallen der Blätter unmöglich gemacht. Ein Einfluß der Größe der transpirierenden Fläche war nicht nachzuweisen. Es wurden weitere

19 Versuche ausgeführt, die nicht im einzelnen angeführt werden sollen. Es wurde hierbei jeweils nur 1 Teilblatt übrig gelassen; bald ließ ich das apikale, bald das basale, bald irgend ein zwischenliegendes Teilblatt stehen. Sämtliche Blätter blieben 12 Tage turgeszent; nach 15 Tagen waren viele Blätter an der Blattspindelbasis abgefallen, die übrigen welk. Es läßt sich nicht sagen, ob das Welken eine Folge des Defizits in der Hebungskraft ist. Die Lage des Teilblattes war nicht von Bedeutung.

Entsprechende Versuche wurden ferner mit den Blättern von *Robinia pseudacacia* gemacht.

Tabelle 82.

Zahl der Teilblätter	
7	Nach 6 Tagen turgeszent, nach 8 Tagen welk, nach 11 Tagen dürr.
7	„ 6 „ „ „ 8 „ „ „ 11 „ „
7	„ 6 „ „ „ 8 „ „ „ 11 „ „
7	Nach 8 Tagen turgeszent, nach 11 Tagen welk.
11	„ 9 „ „ „ 11 „ „
11	„ 8 „ „ „ 9 „ „
9	„ 6 „ „ „ 8 „ „
9	„ 6 „ „ „ 8 „ „
13	„ 6 „ „ „ 8 „ „
13	„ 8 „ „ „ 9 „ „
10	„ 6 „ „ „ 8 „ „
3	„ 8 „ „ „ 9 „ „
1	„ 9 „ „ „ 11 „ „
1	„ 9 „ „ „ 11 „ „

Ein Einfluß der Größe der Transpirationsfläche ist nicht zu erkennen.

Auch hier läßt sich aus demselben Grunde wie bei *Fraxinus* nicht mit Sicherheit sagen, worauf das Welken zurückzuführen ist. In einer anderen Versuchsreihe wurde, gleich wie bei *Fraxinus*, jeweils nur ein Teilblatt übrig gelassen. Sämtliche Blätter waren nach 7 Tagen turgeszent und nach 12 Tagen dürr oder an der Basis der Blattspindel abgefallen. Die Lage des Teilblattes war nicht von Bedeutung.

Auf die Besprechung des Verhaltens der einzelnen untersuchten Pflanzen lassen wir nun die vergleichende Betrachtung der erhaltenen Resultate folgen. Um die Übersicht zu erleichtern stellen wir die-

jenigen Experimente, die in großer Zahl vorliegen, und die bei den verschiedenen Arten einen abweichenden Verlauf zeigten, tabellarisch zusammen. Die Koniferen mit mehrjährigen Nadeln sind weggelassen, weil sie langsamer als die übrigen Versuchspflanzen auf Wassermangel reagieren und daher keine direkt vergleichbaren Resultate liefern. In der mit t überschriebenen Kolonne ist die Zahl der Tage angegeben, während welcher die Blätter turgeszent blieben; Kolonne d gibt an, in wie viel Tagen die Blätter welkten.

Tabelle 83.

	Abtötung mit Wasserdampf auf												Rindenringelung auf											
	80 cm an der Astbasis				10 cm an der Astbasis				10 cm in Nähe der Astspitze				beinahe die ganze Astlänge				10 cm an der Astbasis				10 cm in Nähe der Astspitze			
	viel Blätter		wenig Blätter		viel Blätter		wenig Blätter		viel Blätter		wenig Blätter		viel Blätter		wenig Blätter		viel Blätter		wenig Blätter		viel Blätter		wenig Blätter	
	t	d	t	d	t	d	t	d	t	d	t	d	t	d	t	d	t	d	t	d	t	d	t	d
Larix	10	19	9	19	14	—	7	19	9	36	—	—	11	21	8	14	19	37	8	20	33	43	28	30
Prunus	25	35	—	—	—	—	—	—	7	30	—	—	8	25	—	—	90	105	—	—	—	—	—	—
Viburnum . .	—	—	—	—	24	—	—	—	—	—	17	27	45	75	90	105	90	105	50	75	—	—	—	—
Lonicera . . .	—	—	—	—	3	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sorbus aucup.	—	—	—	—	29	38	—	—	—	—	7	27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sorbus aria .	13	—	8	—	15	—	20	—	15	—	20	27	10	37	10	12	37	—	37	44	37	—	21	—
Cornus	9	45	—	—	24	28	26	45	6	26	—	—	17	45	9	13	60	—	90	—	60	—	45	60
Salix	8	17	8	17	8	22	17	27	7	17	3	8	23	30	23	30	50	90	50	90	50	90	19	30
Acer pseudopl.	7	27	4	8	17	27	17	30	7	17	7	17	9	28	8	16	50	80	50	80	40	50	—	—
Acer camp. . .	7	17	7	17	12	29	17	27	7	17	7	12	10	26	10	19	24	31	24	31	30	41	30	41
Corylus	5	20	—	—	28	44	16	26	15	26	16	26	6	17	12	17	90	-	38	48	40	48	40	48
Fraxinus . . .	—	—	2	—	7	22	7	22	—	—	7	—	—	—	4	—	23	39	39	-	—	—	23	30
Ulmus	1	8	1	8	8	22	8	22	4	8	7	12	1	8	—	—	2	12	2	12	12	17	2	8
Populus . . .	1	—	1	—	—	—	—	—	12	22	12	22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Quercus . . .	6	14	4	—	11	29	6	29	11	29	6	29	6	13	5	13	6	13	6	13	18	29	22	29
Robinia . . .	2	6	2	6	—	—	—	—	6	11	4	10	2	6	2	6	11	13	22	26	22	26	8	14

Bei der Abtötung auf 80 cm Länge blieben *Ulmus*, *Populus*, *Fraxinus* und *Robinia* nur 1—2 Tage turgeszent, während bei *Prunus* das Welken erst nach 25 Tagen erfolgte. Wenn wir die Versuchspflanzen in der Weise anordnen, daß wir zuerst diejenigen stellen, welche bei reichbeblätterten Ästen am längsten turgeszent bleiben, und stufenweise zu den rascher welkenden fortschreiten, so erhalten wir die folgende Reihe:

Prunus, *Sorbus aria*, *Larix*, *Cornus*, *Salix*, *Acer pseudopl.*, *Acer camp.*, *Quercus*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Robinia*, *Populus*, *Ulmus*.

Die Geschwindigkeit des Absterbens der Blätter ist abhängig einmal von ihrer Empfindlichkeit und ferner von der Wasserzufuhr. Das raschere Absterben kann also durch eine größere Empfindlichkeit oder durch eine geringere Wasserzufuhr oder durch beide Momente zusammen hervorgerufen sein. Über die Empfindlichkeit der Blätter geben die Versuche mit den abgeschnittenen und aufgehängten Ästen einigen Aufschluß. Die Resultate lassen sich kurz zusammenfassen. Zieht man in Betracht, daß diese Versuche bei 3 Pflanzen im Freien, bei den übrigen im Laboratorium ausgeführt wurden, und daß in letzterem Falle das Welken etwa dreimal rascher erfolgte, so ergibt sich, daß das Welken überall ungefähr mit der gleichen Geschwindigkeit vor sich ging, die Empfindlichkeit somit überall ungefähr dieselbe war[1]). Nur *Robinia* besaß eine deutlich größere Empfindlichkeit. Wir gelangen somit zum Schluß, daß zum mindesten die größeren Differenzen in der Zeit, die bei den verschiedenen Pflanzen zwischen der partiellen Abtötung des Astes und dem Absterben der Blätter verstrich, auf Unterschiede im Wassertransport zurückzuführen ist. Ein langsamerer Wassertransport kann durch Zunahme der Widerstände in den Leitungsbahnen, durch Abnahme der Transportkräfte und durch eine kombinierte Wirkung beider Faktoren hervorgerufen werden. Eine Vermehrung der Leitungswiderstände erfolgt durch die Verstopfungen. Da nun die Verstopfungen in der Regel fehlten, und auch da, wo sie vorhanden waren, keine Spur von Proportionalität zwischen ihrer Stärke und der Schnelligkeit des Absterbens vorlag (*Sorbus aria* hatte viel Verstopfungen und blieb relativ lange turgeszent, *Populus* hatte keine Verstopfungen und starb rasch ab) so werden wir zur Annahme von Verschiedenheiten in den Transportkräften geführt. Die Transportkräfte sind zum Teil rein physikalischer, zum Teil vitaler Natur. Diejenigen vitalen Kräfte, die in den abgetöteten Zellen ihren Sitz hatten, wurden durch die Abtötung vernichtet. Eine dauernde Veränderung der physikalischen Kräfte ist dagegen nicht anzunehmen. Hiernach beruht also das Kräftedefizit auf einer Verminderung der vitalen Kräfte. Dieses Kräftedefizit wirkte nun auf die verschiedenen Pflanzen verschieden schädlich, woraus folgt, daß es bei verschiedenen Pflanzen verschieden groß ist. Es erklärt sich dies durch die Annahme, daß das Verhältnis

1) Es ist klar, daß auf diesem Wege nur größere Differenzen nachgewiesen werden konnten.

der physikalischen zur vitalen Komponente, oder die Hubhöhe der vitalen Kräfte bei verschiedenen Pflanzen verschieden ist. Je größer die physikalische Komponente ist, um so weniger wird — ceteris paribus — die Entfernung von vitalen Kräften schaden. Je größer die Hubhöhe der vitalen Kräfte ist, um so länger wird die Strecke sein, die ohne Schaden abgetötet werden kann. Das lange Turgeszentbleiben von *Prunus* und *Sorbus aria* würde also auf eine größere physikalische Komponente oder auf eine größere Hubhöhe der vitalen Kräfte, das rasche Absterben von *Populus* und *Ulmus* auf geringe Werte dieser beiden Faktoren zurückzuführen sein. Ein gewisser Aufschluß über den Einfluß der physikalischen Kräfte wäre von der Bedeutung der Blattzahl und eventuell auch von der Bedeutung der Lage der toten Strecke zu erhalten. Die vorliegenden Versuche führen aber in dieser Hinsicht zu keinem Resultat.

Bei der Abtötung auf 10 cm Länge an der Ast- bezw. Stammbasis erfolgt das Absterben der Versuchspflanzen ebenfalls mit verschiedener Geschwindigkeit. Sie lassen sich, wenn man mit den am längsten turgeszent bleibenden beginnt, in die folgende Reihe anordnen:

Sorbus aucuparia, Corylus, Viburnum, Cornus, Acer pseudopl., Sorbus aria, Larix, Acer camp., Quercus, Salix, Ulmus, Fraxinus, Lonicera.

In dieser wie in der letzten Reihe stehen *Fraxinus* und *Ulmus* am Ende. Am abweichendsten ist das Verhalten von *Corylus*, die in der einen Reihe in der Nähe des Anfangs, in der anderen in der Nähe des Endes steht; da aber die Zahl der Versuche gering ist und wir immer mit individuellen Verschiedenheiten zu rechnen haben, so möchten wir hierauf kein zu großes Gewicht legen.

Bei der Abtötung auf 10 cm Länge in der Nähe der Astspitze erhalten wir eine Reihe — *Sorbus aria, Corylus, Populus, Quercus, Larix, Prunus, Salix, Acer pseud., Acer camp., Cornus, Robinia, Ulmus* — in welcher die Pflanzen wieder eine andere Anordnung besitzen.

Bei der Abtötung auf 3 cm Länge an der Astbasis ergibt sich die folgende Reihe:

Larix, Salix, Sorbus aria, Quercus, Acer campestre, Corylus, Prunus, Fraxinus, Populus, Ulmus.

Die Reihenfolge ist also in allen 4 Fällen verschieden. Als gemeinsames Merkmal finden wir überall das mehr oder weniger rasche Absterben der Blätter nach der partiellen Abtötung des Astes oder Stammes und die geringe Widerstandsfähigkeit der Ulme, die in allen 4 Reihen beinahe oder ganz am Ende steht.

Die Bedeutung der Länge der toten Strecke ergibt sich am besten bei einem Vergleich der beiden extremen Fälle, d. h. bei 80 und 3 cm Länge. Wir geben das Verhältnis in Bruchform an, wobei der Zähler anzeigt, wie lange die Blätter bei 80 cm Länge turgeszent blieben, während der Nenner dasselbe für 3 cm Länge aussagt. *Larix* $\frac{10}{45}$, *Prunus* $\frac{25}{21}$, *Sorbus aria* $\frac{13}{26}$, *Salix* $\frac{8}{30}$, *Acer camp.* $\frac{7}{22}$, *Corylus* $\frac{5}{22}$, *Fraxinus* $\frac{2}{19}$, *Ulmus* $\frac{1}{8}$, *Populus* $\frac{1}{10}$, *Quercus* $\frac{6}{26}$. Mit einer Ausnahme *(Prunus)* blieben somit die Blätter länger — im Maximum 10 Mal länger — turgeszent, wenn die tote Strecke 3 cm statt 80 cm lang war. Diese Erscheinung erklärt sich durch die Zunahme des Defizits an vitalen Kräften mit zunehmender Länge der toten Strecke. Es ist mehr als wahrscheinlich, daß das abweichende Verhalten von *Prunus* auf eine Verschiedenheit der übrigen äußeren Umstände sich wird zurückführen lassen (vielleicht auf die verschiedene Zeit der Versuchsanstellung).

Über die Bedeutung der Lage der toten Streke (bei gleicher Länge) gibt die folgende Zusammenstellung Aufschluß. Der Zähler jedes Bruches gibt die Dauer des Turgeszentbleibens für Abtötung an der Astbasis, der Nenner für Abtötung in der Nähe der Astspitze an. *Larix* $\frac{14}{9}$, *Sorbus aria* $\frac{15}{15}$, *Cornus* $\frac{24}{6}$, *Salix* $\frac{8}{7}$, *Acer pseudopl.* $\frac{17}{7}$, *Acer camp.* $\frac{12}{7}$, *Corylus* $\frac{28}{15}$, *Ulmus* $\frac{8}{4}$, *Quercus* $\frac{11}{11}$. In der Regel fand also das Absterben bedeutend rascher statt (im Maximum 4 mal so rasch) wenn die Abtötung in der Nähe der Astspitze erfolgte.

Die Rindenringelungen, die sich auf beinahe die ganze Länge des Astes oder Stammes erstreckten, ergaben bei den verschiedenen Pflanzen ebenfalls sehr abweichende Resultate. Wir können die Versuchspflanzen, wenn wir mit den am längsten turgeszent bleibenden beginnen, in die folgende Reihe anordnen: *Viburnum, Salix, Cornus, Larix, Sorbus aria, Acer camp., Acer pseudopl., Prunus, Corylus, Quercus, Robinia, Ulmus.* Die Extreme bilden *Viburnum,* das 45 Tage turgeszent blieb, und *Ulmus*, die schon nach 1 Tag zu welken begann. Die Ulme ist also auch bei diesen Ringelungsversuchen am wenigsten widerstandsfähig. Als Ursachen für das Absterben der geringelten Äste sind apriori 2 Faktoren denkbar, eine Vergrößerung der Leitungswiderstände und eine Verkleinerung der Transportkräfte. Die an *Larix* ausgeführten Versuche, bei welchen eine große Zahl kurzer Ringelungen angebracht wurde, sowie die anatomischen Untersuchungen an *Sorbus aria* und der meist geringe oder ganz fehlende Einfluß der Lack- und Wachsüberzüge

zeigen, daß bei den untersuchten Holzpflanzen die Vergrößerung der Leitungswiderstände von keiner oder doch von nur untergeordneter Bedeutung sein kann. Eine wesentliche Verkleinerung der physikalischen Transportkräfte ist ebenfalls unwahrscheinlich. Wir werden somit dazu geführt die Schädlichkeit der Rindenringelungen in dem Absterben der lebenden Holzzellen und der dadurch bedingten Verringerung der vitalen Kräfte zu suchen.

Bei Rindenringelungen auf 10 cm Länge an der Astbasis oder in der Nähe der Astspitze erfolgte das Absterben langsamer; die Reihen, in welche wir die Versuchspflanzen nach der Geschwindigkeit des Absterbens anordnen können, sind aber sowohl voneinander, wie auch von der obigen Reihe verschieden, was zum Teil auf individuelle Ungleichheiten zurückzuführen sein wird, die bei einer größeren Versuchszahl verschwinden dürften. Gemeinsam ist dagegen auch hier die außerordentlich geringe Widerstandsfähigkeit der Ulme, die bei allen Ringelungsversuchen am raschesten zugrunde ging.

Um eine Übersicht zu gewinnen über den Einfluß der Länge der geringelten Strecke, führen wir hinter jeder Pflanze die Resultate der Ringelungen in Bruchform an. Der Zähler gibt an, wie lange die Blätter bei langer Ringelung turgeszent blieben, der Nenner gibt an, wie lange sie sich bei 10 cm langer Basisringelung turgeszent erhielten.

Larix $\frac{11}{19}$, *Prunus* $\frac{8}{90}$, *Viburnum* $\frac{45}{90}$, *Sorbus aria* $\frac{10}{37}$, *Cornus* $\frac{17}{60}$, *Salix* $\frac{23}{50}$, *Acer pseudopl.* $\frac{9}{50}$, *Acer camp.* $\frac{10}{24}$, *Corylus* $\frac{6}{90}$, *Ulmus* $\frac{1}{2}$, *Quercus* $\frac{6}{6}$, *Robinia* $\frac{2}{11}$. Bei kurzer Ringelung bleiben somit die Blätter länger — im Maximum 15 Mal länger — turgeszent, als bei langer Ringelung; nur in einem Falle war kein Unterschied zu konstatieren.

Die Bedeutung der Lage der geringelten Strecke geht aus den folgenden, ebenfalls in Bruchform angeführten Resultaten hervor; der Zähler gibt die Länge des Turgeszentbleibens bei 10 cm langer Ringelung an der Basis an, dei Nenner sagt dasselbe für die 10 cm lange Ringelung in der Nähe der Astspitze aus. *Larix* $\frac{19}{33}$, *Sorbus aria* $\frac{37}{37}$, *Cornus* $\frac{60}{60}$, *Salix* $\frac{50}{50}$, *Acer pseudopl.* $\frac{50}{40}$, *Acer camp.* $\frac{24}{30}$, *Corylus* $\frac{90}{40}$, *Ulmus* $\frac{2}{12}$, *Quercus* $\frac{6}{18}$, *Robinia* $\frac{11}{22}$. Die Versuche führten zu sehr verschiedenen Ergebnissen, bald war die Basisringelung schädlicher, bald weniger schädlich, bald war überhaupt kein Unterschied vorhanden. Auch hier können erst dann weitere Schlüsse gezogen werden, wenn durch größere Versuchsreihen der Einfluß individueller Störungen eliminiert worden ist.

Die Holzringelungen erstreckten sich auf eine 10 cm lange periphere Partie des Holzkörpers und zeigten, daß die Bedeutung der jüngern Holzschichten für das Saftsteigen zwar nicht überall dieselbe ist, daß ihnen aber immerhin bei manchen Pflanzen sicher die Hauptrolle beim Wassertransport zufällt. Bei *Larix* und *Pinus silvestris* starben die Nadeln an den geringelten Zweigen ebenso rasch ab, wie an den abgeschnittenen.

Da nach unsern jetzigen Kenntnissen die Schädlichkeit der Rindenringelung in erster Linie auf das Absterben der lebenden Zellen zurückzuführen ist, so müssen die Ringelungs- und Abtötungsversuche zu ähnlichen Resultaten führen, nur ist im allgemeinen durch die Ringelungen ein langsameres Welken zu erwarten, da eben auch das Absterben der Holzzellen langsamer erfolgt. Wir führen die entsprechenden Versuchsergebnisse wieder in Bruchform an. Der Zähler gibt an, wie lange die Blätter turgeszent blieben bei 80 cm langer Abtötung des Astes, der Nenner sagt aus, wie lange das Frischbleiben anhielt bei langer Rindenringelung.

Larix $\frac{10}{11}$, *Prunus* $\frac{25}{8}$, *Sorbus aria* $\frac{13}{10}$, *Cornus* $\frac{9}{17}$, *Salix* $\frac{8}{23}$, *Acer pseudopl.* $\frac{7}{9}$, *Acer camp.* $\frac{7}{10}$, *Corylus* $\frac{5}{6}$, *Ulmus* $\frac{1}{1}$, *Quercus* $\frac{6}{6}$, *Robinia* $\frac{2}{2}$.

Die Versuche führen also zu dem erwarteten Resultat. Eine Ausnahme bilden nur *Sorbus aria* und *Prunus*. Bei *Sorbus aria* ist die Differenz aber nur gering und daher ohne Bedeutung; bei *Prunus* wäre das Verhalten durch neue Versuche nachzuprüfen. Wir sahen übrigens schon früher bei Besprechung der Bedeutung der Länge der toten Strecke *Prunus* eine Ausnahmestellung einnehmen. Bei der Abtötung und Ringelung in der Nähe der Astspitze entsprechen die Versuche vollständig dem erwarteten Resultate, und bei der Abtötung und Ringelung an der Astbasis ist dies, von 2 kleinen Ausnahmen abgesehen, auch der Fall.

Die Bedeutung der Blattzahl läßt sich folgendermaßen zusammenfassen. Bei der Abtötung auf 80 cm Länge wirkte die größere Blattzahl, wo überhaupt ein Einfluß zu konstatieren ist, verzögernd auf das Absterben, in allen übrigen Fällen ist keine Regelmäßigkeit zu bemerken.

Vollständig übereinstimmende Resultate lieferten dagegen die Versuche, bei welchen ein Sektor von der Hälfte oder drei Vierteln des Querschnittes entfernt wurde. Die Blätter blieben immer während der ganzen Dauer der Beobachtungen turgeszent. Da dies auch dann zutraf, wenn die operierte Strecke 1 Meter lang war, bei einer Länge des Astes von 1,2 Meter, so ist damit be-

wiesen, daß ein kleiner Bruchteil des Astquerschnittes genügt, um eine ausreichende Wasserversorgung der Blätter zu ermöglichen, sobald der übrig bleibende Astteil unversehrt gelassen wird. Ein Vergleich dieser Versuche mit den Rindenringelungen zeigt, daß die peripheren Holzschichten die Hauptrolle beim Saftsteigen spielen, indem eben eine kleine periphere Partie des Holzkörpers ausreicht, so lange sie noch unversehrt, d. h. in organischem Kontakt mit der Rinde ist. Daß die Ringelungsversuche nicht in dem Sinne einer direkten Beteiligung der Rinde am Saftsteigen — als Leitbahn oder als Erzeugerin von Hebungskräften — zu deuten sind, ist apriori wahrscheinlich, da der anatomische Bau und die allgemeinen experimentellen Erfahrungen dagegen sprechen. Daß die Coniferenrinde die ihr von Westermaier zugeschriebene Hebungsarbeit nicht leistet, wurde bei der Besprechung von *Larix* auseinandergesetzt.

Die wichtigsten Resultate der vorliegenden Untersuchungen lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

Die Ausdehnung der früher an *Fagus* ausgeführten Experimente auf 20 weitere Holzpflanzen zeigte, daß bei allen Versuchspflanzen eine Beteiligung der lebenden Zellen der Äste bezw. Stämme an der Erzeugung der Hebungsarbeit anzunehmen ist. Nur bei *Sorbus aucuparia* ist die Funktion der lebenden Zellen am Saftsteigen noch nicht ermittelt.

Die Wasserleitung findet hauptsächlich in den jüngeren Schichten des Holzkörpers statt.

Die Rinde muß bei allen untersuchten Pflanzen vorhanden sein, um auf die Dauer einen ausreichenden Wassertransport zu ermöglichen; ihre Entfernung wirkt aber nicht überall gleich nachteilig. Die Bedeutung der Rinde für das Saftsteigen liegt wahrscheinlich in der auf die peripheren Holzpartien ausgeübten Schutzwirkung.

Zu einem ausreichenden Wassertransport genügt ein geringer Bruchteil der Leitungsbahnen, falls in der betreffenden Partie die Holzzellen lebend sind.

Den von den lebenden Zellen herrührenden Kraftkomponenten kommt im Vergleich zu den rein physikalischen eine große Bedeutung zu.

Die Westermaiersche Kletterhypothese ist auf die Coniferen nicht anwendbar.

Freiburg (Schweiz), Oktober 1906.

Über
die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes durch Pilze.

Von

Dr. Charlotte Ternetz.

Mit 2 Textfiguren.

Im Mai 1904 erschien in den Berichten der Deutsch. Bot. Gesellsch. meine vorläufige Mitteilung über einen torfbewohnenden Pilz, der befähigt ist, den atmosphärischen Stickstoff zu binden. Seit jener Zeit habe ich die Frage nach der Assimilation des molekularen Stickstoffes weiter verfolgt und auf andere Pilze ausgedehnt. Das Ergebnis meiner Untersuchungen ist, wenigstens teilweise, in vorliegender Arbeit niedergelegt.

Mehrfach kam ich in die Lage, fremde Hilfe in Anspruch zu nehmen, und habe dabei das herzlichste Entgegenkommen gefunden. Es freut mich, den verschiedenen Herren bei dieser Gelegenheit für die Förderung und Ermutigung, die sie mir bei meiner Arbeit so bereitwillig haben zuteil werden lassen, meinen aufrichtigen Dank abzustatten. Herr Prof. H. Kreis, Kantons-Chemiker in Basel, hat mich in die Methoden der Stickstoff- und Dextrosebestimmung eingeführt. Das Genus der untersuchten Pyknidenpilze wurde von den Herren Prof. G. Lindau und P. Hennings in Berlin festgestellt, und Herr Prof. A. Fischer, Vorsteher der Basler botanischen Anstalt, bewies mir sein Interesse durch Überlassung eines Arbeitsplatzes und durch Entgegenkommen in jeder Art während der ganzen Dauer meiner Untersuchungen.

I. Einleitung.

Die Frage, ob gewisse Pilze, wie manche Bakterien, befähigt seien, den molekularen Stickstoff zu assimilieren, hat sich mir aufgedrängt, als ich die entotrophe Mykorhiza unserer einheimischen

Ericaceen untersuchte. Bei meinen Versuchen, den Pilz oder die Pilze, welche die Wurzelepidermis der Ericaceen bewohnen, zu isolieren und in Reinkulturen zu züchten, erhielt ich 8 verschiedene Pyknidenpilze, von denen zur Zeit 5 auf die Fähigkeit, den molekularen Stickstoff zu assimilieren, geprüft worden sind. Da gleich die ersten Vorversuche positive Resultate ergeben hatten, wurde die Frage nach dem Wurzelpilz der Ericaceen beiseite gelassen und dafür die Stickstoffassimilation der genannten 5 Pyknidenpilze eingehend untersucht. Nebenbei wurden auch *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* in die Untersuchung einbezogen und für beide Pilze Bindung des atmosphärischen Stickstoffes nachgewiesen.

Auf die ziemlich umfangreiche Literatur brauche ich hier nicht näher einzugehen, da die Entwicklung unserer Kenntnis der stickstoffbindenden Organismen in älteren wie in neueren Arbeiten eine erschöpfende und übersichtliche Darstellung erfahren hat. Für die ältere Literatur verweise ich auf Pfeffers Pflanzenphysiologie[1]) sowie auf das Sammelreferat von Jacobitz[2]), für die neuere auf die 1904 erschienene Arbeit von Keutner[3]) über die stickstoffbindenden Bakterien des Meeres, auf das Referat von B. Heinze[4]) und besonders auf die zusammenfassende Darstellung von J. Vogel[5]).

II. Die Isolierung und Reinkultur der Pyknidenpilze.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben worden ist, habe ich die stickstoffassimilierenden Pyknidenpilze gefunden, als ich versuchte, den Wurzelpilz unserer einheimischen Ericaceen zu isolieren. Ich war ausgegangen von der Frage nach der Funktion der endophyten Pilzknäuel der Ericaceen. Obschon die Frage nicht gelöst worden ist, bin ich doch genötigt, zum Verständnis des dabei

---

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, Bd. I, S. 383 ff.

2) E. Jacobitz, Die Assimilation des freien elementaren Stickstoffs (Zusammenfassende Darstellung nach der einschlägigen Literatur), Centralbl. f. Bact. II, Bd. 7, S. 783.

3) J. Keutner, Über das Vorkommen und die Verbreitung stickstoffbindender Bakterien im Meere. Separatabdruck aus: Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen usw., Abt. Kiel, Neue Folge, Bd. 8.

4) B. Heinze, Sind Pilze imstande, den elementaren Stickstoff der Luft zu verarbeiten und den Boden an Gesamtstickstoff anzureichern? Annales Mycologici, 1906, Bd. IV, Nr. 1, S. 41.

5) J. Vogel, Die Assimilation des freien, elementaren Stickstoffes durch Mikroorganismen. Centralbl. f. Bact., 1906, II. Abt., Bd. 15, S. 33, 174, 215.

angewendeten Verfahrens etwas ausführlich von der Mykorhiza der Ericaceen zu reden.

Die Pyknidenpilze sind auf folgende Weise erhalten worden: Möglichst kleine, 2—4 mm lange Stückchen von jungen Ericaceenwurzeln wurden in 1 % HCl und dann in sterilisiertem Wasser gewaschen und in Petrischalen und feuchten Kammern auf Nähragar gelegt. Das Substrat bestand in der Regel aus 2 % Agar und einem Zusatz von Torf- oder Rhododendronblätter-Dekokt. Geimpft wurde mit den Wurzeln folgender Ericaceen: *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Calluna vulgaris*, *Erica carnea*, *Erica Tetralix*, *Vaccinium Myrtillus*, *V. Vitis Idaea*, *V. uliginosum*[1]).

Die Pflanzen, deren Wurzeln zum Impfen verwendet wurden, stammten aus folgenden Gegenden: Torfmoor Jungholz bei Säckingen, Torfmoor bei Freiburg in der Schweiz, Botanischer Garten Basel, Freiburg i. B. Wo es möglich war, wurde die gleiche Pflanzenspecies in Exemplaren von verschiedenen Standorten untersucht.

Die Feuchtkammerkulturen wurden derart eingerichtet, daß das Auswachsen des Pilzes aus den Wurzeln direkt mit dem Mikroskop bei 500—1000 facher Vergrößerung beobachtet werden konnte: es galt ja, den Mykorhizapilz zu isolieren! Die Feuchtkammerkulturen gelangen im allgemeinen sehr gut: schon nach 24 Stunden sproßte aus der Wurzel ein kräftiges, septiertes Mycel, das nach ein paar Tagen bräunliche Färbung annahm. Natürlich waren die Kulturen häufig verunreinigt, namentlich durch *Penicillium glaucum* und *Mortierella Rostafinskii.* Traten diese Verunreinigungen gleich anfangs auf, so wuchs aus der Wurzel entweder gar kein Mycel, oder der Pilz stellte sein Wachstum unter Entleerung der Hyphen bald ein.

Daß die in das Substrat wachsenden Pilzhyphen wirklich aus den in den Wurzelzellen liegenden Knäueln hervorgegangen sind, ist sehr schwer festzustellen. Daß eine Hyphe von einem Knäuel herkommt, beweist noch nicht, daß sie auch aus ihm hervorgegangen ist: eine gerade über dem Knäuel der Zelloberfläche anhaftende Spore kann ausgekeimt haben und das Auswachsen der Hyphe aus dem Knäuel vortäuschen. Im Profil liegende Zellen, aus denen Fäden austreten, geben auch nur in seltenen Fällen ein einigermaßen klares Bild: Die Durchbruchstelle in der äußern Zellwand läßt sich durch höhere und tiefere Einstellung des Mikroskopes schlechterdings nicht nachweisen; nur ein glücklicher Längsschnitt durch eine austretende Hyphe könnte Klarheit verschaffen. Damit wäre aber dann bloß erwiesen, daß eine Hyphe austritt; der organische

---

1) Außerdem versuchsweise mit *Rhododendron ferrugineum*, *Vacc. macrococcum*, *Erica arborea*, *Picea excelsa.*

Zusammenhang mit dem Knäuel ließe sich höchstens durch Serienschnitte feststellen. Diese umständliche Methode hat aber bei der gegebenen Fragestellung nur sehr wenig Wert: Wo durch Serienschnitte der Zusammenhang zwischen Pilzknäuel und äußeren Hyphen erwiesen ist, fällt die Möglichkeit, den Pilz weiter zu kultivieren, dahin. Wo aber keine Serienschnitte gemacht werden, fehlt die nötige Sicherheit, daß der kultivierte Pilz auch wirklich der Mykorhizapilz ist.

Am deutlichsten ist der Zusammenhang der jungen Hyphen mit dem Knäuel an denjenigen Stellen, wo sich aus dem Knäuel ein vereinzeltes gebräuntes Fadenstückchen erhebt. Keimt dieses dann zufällig aus, so läßt sich der Zusammenhang mit Sicherheit konstatieren. Rechnet man aber alle die Eventualitäten zusammen, die ein sicheres Ergebnis unmöglich zu machen geeignet sind, wie Verunreinigung der Kulturen, ungünstige Lage des Wurzelstückchens, zu dichte Knäuel, vertikales statt laterales Auswachsen der Hyphen — so ist die Wahrscheinlichkeit, klare Bilder zu erhalten, eine sehr geringe. Immerhin bin ich in der Lage, einige mit dem Zeichenapparat skizzierte Bilder von Feuchtkammerkulturen vorzulegen, bei denen der Zusammenhang der neugebildeten Hyphen mit dem Pilzknäuel in der Zelle über jeden Zweifel erhaben ist. Vgl. Fig. 1—5.

Dadurch, daß der Mykorhizapilz verschiedener Ericaceenarten in einem künstlichen Substrat zum Auswachsen gebracht wurde, war noch herzlich wenig erreicht. Es galt nun, den Pilz zu isolieren, in Reinkulturen zu züchten und auf sein physiologisches Verhalten zu prüfen. Diesem Vorhaben stellten sich aber große Schwierigkeiten entgegen. Da der Zusammenhang der äußeren Hyphen mit dem Hyphenknäuel der Zelle nur bei starker Vergrößerung nachweisbar ist, mußte eigentlich eine Feuchtkammerkultur den Ausgangspunkt für die Reinkulturen bilden. Ein einzelnes, aus einer endophyten Hyphe sprossendes Fadenstückchen zu isolieren, mißlang wegen der Kleinheit des Objektes. Eine Zelle samt Knäuel und ausgewachsenen Hyphen aus dem Wurzelstückchen zu trennen, war zwar weniger schwierig; doch gingen die Kulturen regelmäßig an den bei dieser Methode unvermeidlichen Verunreinigungen zugrunde.

Nun hatten sich aber wiederholt in den oben beschriebenen Feuchtkammerkulturen Pykniden gebildet. Die bräunlichen Hyphen, auf denen die Pykniden saßen, stimmten in bezug auf Dimension und Aussehen mit den aus den Wurzeln auswachsenden überein. Die Vermutung lag daher nahe, daß die Pykniden zum Mykorhizapilz gehörten. Beweisen ließ sich die Richtigkeit dieser Vermutung

jedoch nicht; denn in dem Gewirr von Pilzfäden war der Zusammenhang der pyknidentragenden Hyphen mit dem endophyten Pilzknäuel nicht immer nachweisbar. Aber selbst wo sich die pyknidentragenden

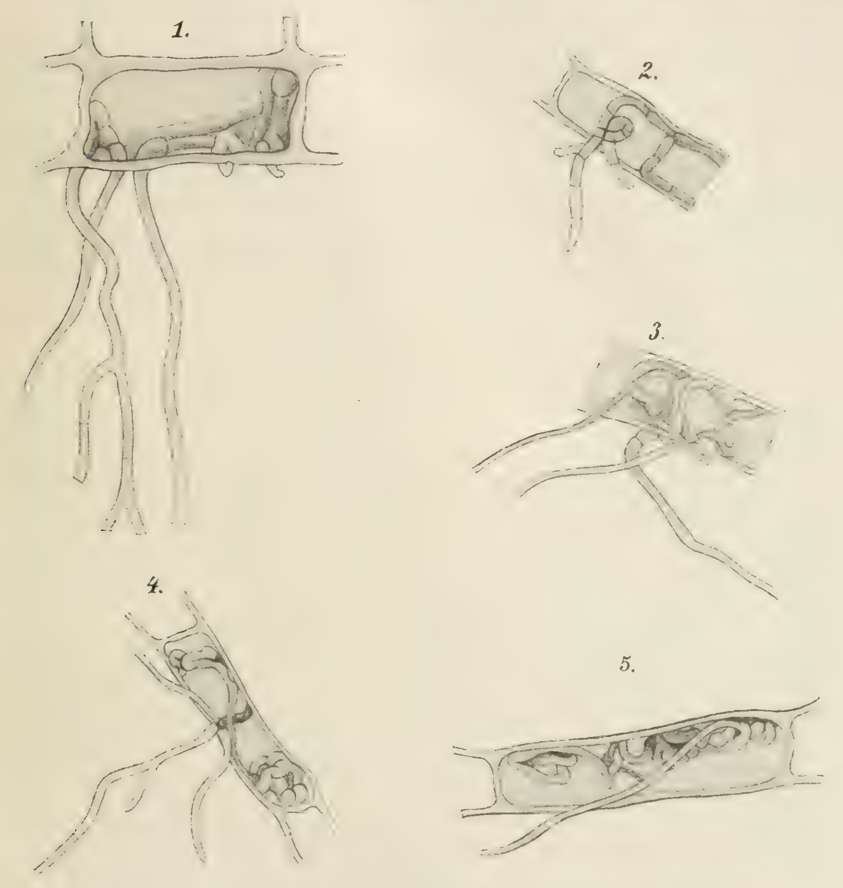


Fig. 1—5. Epidermiszellen aus Ericaceenwurzeln mit Hyphen, die in künstlichen Substraten ausgewachsen sind. Sämtliche Figuren sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat entworfen worden. Die braunen Hyphen der Pilzknäuel sind dunkel gehalten; von den neu ausgewachsenen Hyphen sind nur die Umrisse angegeben.

1. *Vaccinium Myrtillus.* 1 : 680.
2 u. 3. *Andromeda polifolia.* 1 : 535.
4 u. 5. *Calluna vulgaris.* 1 : 535.

Hyphen bis zum Wurzelstückchen zurückverfolgen ließen, durfte, nach dem früher Gesagten, nicht ohne weiteres auf die Zugehörigkeit der Pykniden zum Wurzelpilz geschlossen werden. Diese Frage konnte nur das Experiment beantworten. Wenn es gelang, durch

Impfen mit Pyknosporen an pilzfreien Pflänzchen typische Mykorhizabildung zu veranlassen, so durfte die Zusammengehörigkeit der Pykniden und der endophyten Wurzelpilze als erwiesen betrachtet werden. Um auf diese experimentelle Weise Aufschluß zu bekommen, sind unzählige Versuche gemacht worden. Sie waren aber erfolglos, weil es mir nie gelang, pilzfreie Ericaceen auf festem Substrat zu ziehen.

Die zu den Versuchen erforderlichen Samen hatte ich an denselben Standorten gesammelt, von denen die ausgewachsenen Pflanzen stammten. Die Samen wurden in 1 % HCl oder 1 % Formol oberflächlich sterilisiert[1]), in sterilisiertem Wasser abgewaschen und auf sterilen Torfscheiben in Glasdosen mit eingeschliffenem Deckel ausgesät. Der Torf war jeweilen zweimal mit einem Intervall von 1—2 Tagen bei 120° keimfrei gemacht worden.

Die benutzten Samen stammten von folgenden Ericaceen-Arten: *Calluna vulgaris*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium Vitis Idaea*, *Vaccinium Myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*.

Im günstigsten Fall keimten die Samen nach 2—3 Tagen aus; oft aber waren hierzu ebenso viele Wochen oder gar Monate erforderlich. Die Samen der *Vaccinium*-Arten und der *Andromeda* waren meistens überhaupt nicht zum Auskeimen zu bringen. Woher diese Unregelmäßigkeit rührt, konnte nicht ermittelt werden. Das Sterilisieren scheint die Samen nicht zu schädigen, denn die sterilisierten keimten oft schneller aus, als gleichzeitig ausgesäte nicht sterilisierte. Am schnellsten und regelmäßigsten entwickelte sich *Calluna vulgaris*, auf die sich deshalb die Versuche auch hauptsächlich beschränkten. Wenn die *Calluna*-Pflänzchen eine Höhe von 1—1,5 cm erreicht hatten, ergab die mikroskopische Prüfung, daß jede Spur von Verpilzung fehlte. Wurden die Pflänzchen aber etwas später untersucht, wenn sie eine Höhe von 2,5—3 cm erreicht hatten, so konnte nicht ein einziges, wirklich pilzfreies Exemplar ausfindig gemacht werden, wenn auch die für *Calluna vulgaris* so typischen Pilzknäuel noch nicht überall vorhanden waren. Sie entstehen eben erst, wenn die Pflänzchen etwas älter geworden sind.

Der Umstand, daß selbst in sorgfältig sterilisierten Kulturen und trotzdem der Deckel des Gefäßes nur bei der Aussat geöffnet

1) Die Samen wurden in Salzsäure, bezw. in Formol zentrifugiert. Die Sterilisation ist aber, namentlich bei den *Calluna*-Samen, wegen der anhaftenden Luft eine sehr unvollkommene.

worden war, Mykorhizabildung mit unvermeidlicher Sicherheit eintrat, legte den Gedanken nahe, der Same selbst könnte schon infiziert sein. Die Untersuchung von *Calluna*-Samen ergab, daß der Keimling vollständig pilzfrei ist, daß aber in den Samenschalen da und dort braune Hyphen vorkommen, wie man sie auch an den Wurzeln der Ericaceen, namentlich an etwas älteren Teilen vorfindet. Die Annahme, daß die Infektion der Ericaceen-Keimlinge nicht erst im Boden stattfinde, wurde noch durch einen andern Umstand gestützt: Die Samen der *Andromeda polifolia* keimen nämlich nicht selten aus, während sie sich noch in der (geöffneten) Kapsel befinden; dabei senken sich die Würzelchen in die Kapselwandung ein[1]). Die Untersuchung dieser auf der Mutterpflanze ausgewachsenen Keimlinge ergab, daß die trotz ihrer Kürze schon ziemlich stark verzweigten Würzelchen typische Pilzknäuel besaßen.

Auf welchem Weg gelangt nun der Pilz in die Samenschale, bezw. in die Keimpflanze? Wird er, ähnlich wie der Pollen der anemophilen Pflanzen, durch den Wind mit kleinen Staubteilchen in die Blüte getragen, oder gelangt er vom Boden her in die Blüte, indem er die ganze Pflanze durchwächst? Bei *Andromeda polifolia* habe ich tatsächlich auch in oberirdischen Teilen braune Hyphen gefunden, nämlich in der abgestorbenen primären Rinde älterer Zweige. Da die Zweige von der ganz intakten Epidermis noch vollständig bedeckt waren, ist anzunehmen, daß die Pilzfäden vom Boden her durch das abgestorbene Rindengewebe emporgestiegen sind. Um aber innerhalb der Pflanze in die Blüte zu gelangen, müßte der Pilz notwendigerweise Achsenteile passieren, die keine leblosen Gewebe enthalten. Bekanntlich meidet aber der Mykorhizapilz, wie durch verschiedene Forscher[2]) festgestellt worden ist, die chlorophyllführenden Zellen; auch die Elemente des Zentralzylinders sind davon frei[3]). Mit diesen Angaben stimmt daher die Beobachtung vollständig überein, daß bei *Andromeda* weder im Blütenstiel, noch in der intakten primären Rinde Pilzfäden vorkommen. Somit bleibt vorderhand die Annahme, es erfolge in den Blüten eine „Pilzbestäubung", die wahrscheinlichere. —

---

1) Das Auskeimen des Samens in der Kapsel habe ich bis jetzt nur an den Exemplaren des bot. Gartens beobachtet; die wildwachsenden Exemplare werden sich aber vermutlich nicht anders verhalten.

2) J. M. Janse, Les Endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Extr. d. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, Vol. XIV, 1, 1896.

3) Fr. Johow, Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1889, S. 475.

Doch auf welche Weise auch die Infektion vor sich gehen mag — sicher ist, daß ich bis jetzt niemals ganz pilzfreie Ericaceen auf festem Substrat erhalten habe und daß ich somit nicht entscheiden konnte, ob die Pykniden zu den endophyten Wurzelpilzen gehören oder nicht.

Die Pyknidenpilze waren unterdessen in der bekannten Weise übertragen und in Reinkulturen gezüchtet worden, die Vorversuche hatten auf Bindung des molekularen Stickstoffes schließen lassen, so daß die Untersuchung dieser sekundären Frage in den Vordergrund trat und die Identifizierung der Wurzelpilze beiseite gelassen wurde. Ob mir die Lösung dieser Hauptfrage je gelingen wird, ist, nach den bisherigen Ergebnissen zu schließen, äußerst zweifelhaft.

Die ausführliche Angabe der Kulturmethode der Wurzelpilze scheint mir aber trotzdem berechtigt, ja notwendig, weil immerhin ein gewisser Grad von Wahrscheinlichkeit vorhanden ist, daß wir es bei den Pyknidenpilzen tatsächlich mit den Wurzelendophyten der Ericaceen zu tun haben. Daß es sich aber bloß um eine Wahrscheinlichkeit handelt, wird, außer durch das früher Gesagte, noch durch einen andern Umstand erhärtet: Die Fruchtkörperbildung tritt nur in einer verhältnismäßig sehr kleinen Zahl von Rohkulturen auf, nämlich dann, wenn die unvermeidlichen Verunreinigungen durch Bakterien und Schimmelpilze gering sind. In diesem Fall entstehen die Pykniden allerdings in kurzer Zeit, d. h. in 5—16 Tagen durchschnittlich.

Bei einer Reihe von Versuchen impfte ich das Substrat nicht mit Wurzelstückchen, sondern mit Torf: eine Aufschwemmung von feinzerteiltem Torf wurde in Nähragar gebracht und das Gemisch in Platten gegossen. Bei der Untersuchung fanden sich dann wohl gebräunte Hyphen, die den aus den Pilzknäueln sprossenden durchaus ähnlich sahen, aber niemals Fruchtkörper. Doch ist keineswegs ausgeschlossen, vielmehr sogar wahrscheinlich, daß auch auf diese Weise die typischen Pykniden erhalten werden können. Nur ist die Versuchsanstellung weniger günstig, da bei der Infektion mit Torfstaub eine viel stärkere Verunreinigung des Substrates unvermeidlich ist.

Die Kultur der Pyknidenpilze bietet keinerlei Schwierigkeiten: sie gedeihen auf sehr verschiedenen Substraten, vorausgesetzt, daß diese weder stark sauer noch stark alkalisch sind. Ein Gehalt von 0,25 % Äpfelsäure oder Zitronensäure unterdrückt z. B. beim

„*Oxycoccus*-Pilz“ die Weiterentwicklung, während 0,5 % Asparaginsäure das Wachstum verlangsamt, aber nicht verhindert.

Die Zimmertemperatur scheint die optimale zu sein. Schon bei 22—24° C (Thermostat) entwickelt sich der „*Oxycoccus*-Pilz“ in Flüssigkeiten nicht weiter.

Die Pilze wurden sowohl auf festem Substrat — in Petrischalen und Reagensgläsern — als auch in Nährlösungen gezüchtet.

Auf festem Substrat ist die Entwicklung ungleich stärker, wenn etwas gebundener Stickstoff zugesetzt wird. Die Pykniden entstehen aber auch ohne diesen Zusatz sehr bald, und zwar meistens in und auf dem Substrat, wie auch an der Wandung der Kulturgefäße.

In Flüssigkeitskulturen geht die Fruchtkörperbildung nur dann normalerweise vor sich, wenn den Pilzen gebundener Stickstoff zur Verfügung steht, oder, bei Abwesenheit von gebundenem Stickstoff, wenn die Kulturen durchlüftet werden[1]). Damit soll nicht gesagt sein, daß sich in nicht durchlüfteten Kulturen ohne Stickstoffverbindungen gar keine Pykniden bilden. Vereinzelte Fruchtkörper treten auch in diesem Falle auf, namentlich bei höherem Zucker- oder Phosphatgehalt (S. 375 u. folg. dieser Arbeit). Ihre Zahl ist aber im Vergleich mit Kulturen, die Stickstoffverbindungen enthalten, verschwindend klein.

Am besten charakterisieren sich die Pyknidenpilze in Reagensglas-Strichkulturen. Sie zeigen dann punkto Wuchsform und Fruchtkörperbildung derartige Unterschiede, daß die einzelnen Arten schon mit bloßem Auge kenntlich sind.

Auf festem Substrat lassen sich auch häufig Kristallausscheidungen wahrnehmen. Meistens handelt es sich um kohlensauren oder oxalsauren Kalk; nur in einem Fall konnte Calciumphosphat nachgewiesen werden[2]).

III. Systematische Stellung und Diagnostizierung der Pyknidenpilze.

Die untersuchten 5 Pyknidenpilze gehören sämtlich dem Genus *Phoma*[3]) [Fam. Hyalosporeae Sacc.] an. Sie sind, nach dem Urteil der Herren G. Lindau und P. Hennings (Berlin) von allen bisher auf Ericaceen gefundenen Pyknidenpilzen verschieden. Daß sie

---

1) Ch. Ternetz, a. a. O., S. 270.

2) W. Behrens, Tabellen. 3. Aufl., 1898, S. 153.

3) Rabenhorst, Fungi imperfecti. 6. Abteilung, 1 u. 2.

mit *Phoma*-Arten anderer Pflanzen identisch sind, ist zwar nicht ausgeschlossen, aber nach Ansicht von G. Lindau wenig wahrscheinlich. Die Pilze werden deshalb in dieser Arbeit als vorläufige neue Arten[1]) angeführt und mit neuen Namen belegt.

Was diese 5 Pyknidenpilze von den bisher auf Ericaceen gegefundenen Formen vor allem unterscheidet, ist die sehr geringe Größe der Sporen. Die *Phoma Callunae* Karst., die *Phyllosticta Ericae* Allescher, die *Phoma Ericae* Sacc. und die *Phoma obturata* Sacc. haben alle Sporen von 10—15 μ Länge. Nur von der *Phoma glomerosa* Sacc. auf Blättern einer unbekannten peruvianischen Ericacee finde ich die Angabe, daß die Sporen „sehr klein“ seien[2]).

Die von mir untersuchten *Phoma*-Arten dagegen haben Sporen von 4 bis höchstens 5 μ Länge.

Die 5 Pyknidenpilze werden in dieser Arbeit unter folgenden Namen figurieren:

1. *Phoma radicis Oxycocci* von den Wurzeln von *Oxycoccus palustris;*
2. *Phoma radicis Andromedae* von den Wurzeln von *Andromeda polifolia;*
3. *Phoma radicis Vaccinii* von den Wurzeln von *Vacc. Vitis Idaea;*
4. *Phoma radicis Tetralicis* von den Wurzeln von *Erica Tetralix;*
5. *Phoma radicis Ericae* von den Wurzeln von *Erica carnea.*

Wenn die Namen[3]) der Pilze einen Hinweis auf die Pflanzen, von denen sie isoliert worden sind, enthalten, so soll damit nicht angedeutet werden, daß die Pilze die Mykorhiza der betreffenden Ericaceenarten bilden. Im vorhergehenden Abschnitt ist schon mit aller Deutlichkeit hervorgehoben worden, daß mir der Nachweis der Identität dieser Pilze mit den Endophyten der Ericaceen in einwandfreier Weise nicht gelungen ist.

Dennoch bleibt es unter allen Umständen auffallend, daß aus ein und demselben Moorbeet, wo *Calluna vulgaris, Vaccinium Vitis Idaea, Erica Tetralix, Andromeda polifolia* und andere Ericaceen in buntem Durcheinander wuchsen, von jeder der drei letztgenannten

---

1) de Vries, Mutationstheorie. II, S. 653.

2) Rabenhorst, Fungi imperfecti. 6. Abt., 1, S. 207.

3) Die Namenbildung wäre natürlich logischer, wenn der ganze Name der Ericaceenart beigefügt würde. Der Kürze halber wurde davon Umgang genommen, zumal es sich möglicherweise um schon bekannte Arten handelt.

Pflanzenarten ein ganz spezieller Pyknidenpilz isoliert worden ist, der sich von den Pilzen der benachbarten Ericaceen durch ganz bestimmte morphologische und physiologische Merkmale unterscheidet. — *Calluna vulgaris, Oxycoccus palustris* und *Vacc. Myrtillus* waren vom Torfmoor Jungholz gebracht und nebeneinander in ein großes Tonbecken mit Torf vom Standort gepflanzt worden: von jeder der drei Pflanzenarten habe ich einen besonderen Pyknidenpilz isoliert. *Vacc. Vitis Idaea* von Freiburg in der Schweiz lieferte eine andere Pyknidenart, als die im bot. Garten in Basel wachsenden Exemplare.

In all den 6 Jahren aber, in denen ich mich mit diesen Pilzen beschäftigt habe, sind nicht ein einziges Mal zwei verschiedene Pyknidenpilze nebeneinander in der gleichen Rohkultur gefunden worden; wohl aber haben die Wurzeln der gleichen Ericaceenart bei Wiederholung der Versuche die gleiche Pyknidenart geliefert. Wenn also die Pyknidenpilze auch nicht mykorhizabildend sind, ist doch immerhin eine Kontaktsymbiose zwischen Wurzel und Pilz denkbar, wie sie Pfeffer[1]) zwischen höheren Pflanzen und Bakterien für möglich hält. Nach Beijerinck[2]) fehlt im Heidesand der weitverbreitete *Azotobacter;* er ist auch, wie *Clostridium Pastorianum*, meines Wissens in Torfböden nicht nachgewiesen worden[3]). Vielleicht übernehmen an solchen Standorten die von mir isolierten Pilze die Bindung des Luftstickstoffes. Ob sie dabei in Symbiose leben oder nicht, ist erst von sekundärer Bedeutung.

Ehe wir zur Diagnostizierung der untersuchten Pyknidenpilze schreiten, muß vorausgeschickt werden, daß allgemein gültige Diagnosen sich für keine der gefundenen Arten aufstellen lassen. Die Fruchtkörper variieren nämlich in Form, Größe und Anordnung je nach dem Substrat ganz beträchtlich, und die Sporen sind einander in bezug auf Form und Größe zu ähnlich, um sichere Unterscheidungsmerkmale abzugeben. Am schärfsten charakterisieren sich die einzelnen Arten einerseits in stickstoffreien Nährlösungen, anderseits in den schon erwähnten Reagensglas-Stich-

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. I, S. 386.

2) M. W. Beijerinck, Über oligonitrophile Mikroben. Centralbl. f. Bact. 1901. II, Bd. 7, S. 561. Vgl. auch J. Keutner, a. a. O., S. 6.

3) H. R. Christensen, Über das Vorkommen und die Verbreitung des *Azotobacter chroococcum* in verschiedenen Böden. Ein Beitrag zur Methodik der mikrobiologischen Bodenforschung. Centralbl. f. Bakt. 1906. II. Abt., Bd. 17, S. 109, 161, 378.

kulturen (vgl. S. 361). Bei der letzteren Methode ergeben sich im Wachstumsmodus des Mycels, in der Größe, Form und Anordnung der Fruchtkörper derartige Differenzen, daß sich die einzelnen *Phoma*-Species schon mit bloßem Auge unterscheiden lassen.

Als Beweis hierfür möge Tabelle I dienen.

Tabelle I. Reagensglas-Strichkulturen.

	Substrat	Alter der Kultur Tage	Längenausdehnung des Mycels cm	Länge der v. Pykniden bedeckten Zone (um die Impfstelle) cm	Zahl der Pykniden	Größe der Pykniden	Bemerkungen
1. *Ph. rad. Oxyc.*	Agar + Rhododendronblätter-Dekokt	19	10	2	ca. 40	groß[1])	Pykniden in und auf dem Substrat.
2. *Ph. rad. Andr.*		19	11	10	viele Hunderte	meist sehr klein	Pykniden in und auf dem Substrat, mauerförmige Conidien.
3. *Ph. rad. Vacc.*		19	12	10,5		meist sehr klein, aber etw. größer als bei 2	
4. *Ph. rad. Tetr.*		19	8	0,7	wenige	groß	Pykniden nur oberflächlich. Substrat geschwärzt.
5. *Ph. rad. Ericae*		19	8	7,5	ca. 400	groß	Pykniden nur oberflächlich.

Die Unterschiede sind in die Augen springend. Während bei den Arten 2, 3 und 5 das Mycel fast in seiner gesamten Ausdehnung sich mit Pykniden bedeckt, bilden die Arten 1 und 4 nur in sehr beschränkter Entfernung von der Impfstelle Fruchtkörper. Die Arten 2, 3 und 5 unterscheiden sich ihrerseits durch Größe und Zahl der Pykniden, 1 und 4 vor allem durch die Färbung des Substrates.

Diese Unterschiede bestehen nicht etwa bloß in den ersten Wochen; sie treten im Gegenteil später (nach 4 Monaten) noch schärfer hervor.

Verwendet man zu den Reagensglas-Strichkulturen ein anderes Substrat, z. B. Agar + Dextrose oder Agar + stickstoffreie Nährlösung, so werden die makroskopisch wahrnehmbaren Unterschiede wieder ganz andere: die Pykniden bilden sich bei allen 5 Pilzen mehr oder weniger gleichmäßig zerstreut auf dem ganzen Substrat, wenn auch in sehr verschiedener Menge; die winzigen Fruchtkörper

1) „groß" = von der Größe eines kleinen Stecknadelkopfes.

der *Phoma radicis Andromedae* und der *Ph. radicis Vaccinii* umgeben sich mit schwarzbraunen kurzzelligen Fäden und kommen dadurch den Pykniden der übrigen Kulturen an Größe gleich, das Substrat der *Ph. radicis Oxycocci* färbt sich rötlich, das der *Ph. radicis Tetralicis* durch und durch tiefschwarz.

Die Diagnosen, die nun folgen, beziehen sich deshalb auf die Wuchsformen eines ganz bestimmten Substrates und haben nur für diese Geltung. Das Substrat besteht aus gleichen Teilen 2%-iger Agar-Lösung und Dekokt[1]) von Rhododendronblättern, kommt also noch am ehesten einem natürlichen nahe[2]). Die Angaben über die Verteilung der Pykniden beziehen sich auf Reagensglas-Strichkulturen.

1. *Phoma radicis Oxycocci.*

Pykniden schwarzbraun, von sehr wechselnder Größe, zahlreich, in und auf dem Substrat, ca. 3 cm um die Impfstelle bedeckend. Größte Pykniden von der Größe eines kleinen Stecknadelkopfes, bei der Reife im Durchschnitt 176—196 μ lang, 176—196 μ breit, im allgemeinen etwas länger als breit. Papille ziemlich schwach. Fruchtkörper immer einporig, Sporen in Ranken entleert. Die Rankenentleerung dauert 1 Stunde und länger. Ranke sehr fest, zerbricht in Stücke, ohne Sporen zu verlieren, ca. 16000 μ (1,6 cm) lang, im Maximum 32 μ breit. Sporen hyalin 4—5 μ lang, 2 μ breit, stäbchenförmig, oft aber auch ganz schwach gekrümmt oder an einem Ende dicker, mit 2 Öltröpfchen an den beiden Polen. — Der Pilz bildet weder Conidien, noch besonders gestaltete Gemmen. Das Mycel wird im Alter dunkelbraun.

Auf Agar + stickstoffreier Nährlösung werden die Fruchtkörper fast kohlig und sind mehr oder weniger über das ganze Substrat zerstreut. Die Kultur färbt sich rötlichbraun, was einerseits von der braunen Farbe der Hyphen, anderseits von roten, unregelmäßig sternförmigen Ausscheidungen im Substrat herrührt.

2. *Phoma radicis Andromedae.*

Pykniden lange Zeit gelbbraun, erst später dunkel werdend, von ziemlich gleichmäßiger Größe, für das unbewaffnete Auge punktförmig, von den 5 *Phoma*-Arten am kleinsten, sehr zahlreich, in und

---

1) 50 g frische Blätter verschiedener Varietäten des *Rhododendron ponticum* L. in 1000 ccm aq. dest. 2 Stunden gekocht, filtriert, Filtrat auf 400 ccm eingeengt und wieder filtriert.

2) Gibt man statt dessen Torfdekokt, so ist die Entwicklung der Pilze äußerst spärlich.

auf dem ganzen Substrat regelmäßig zerstreut. Im Durchschnitt 78 μ lang, die Papille eingerechnet, und 78 μ breit; im allgemeinen aber eher etwas breiter als lang. Papille deutlich. Fruchtkörper einporig. Rankenentleerung selten zu beobachten. Dagegen treten die Sporen in Form einer Blase aus dem Fruchtkörper und bleiben, die Mündung verschließend, oft Tage lang vor der Papille liegen. Wo Rankenentleerung eintritt, zereißt die lockere Ranke gleich nach ihrem Austritt mit großer Vehemenz. Sporen hyalin, von wechselnder Größe, im allgemeinen dicker und kürzer als bei voriger Art; 4 μ lang, 2—2,6 μ breit, aber zuweilen auch 5 μ lang, 2 μ breit. Öltröpfchen an den Polen fehlen. — Neben den Pykniden treten als zweite Fruktifikationsart mauerförmige Conidien[1]) auf, oft im engsten Zusammenhang mit den Fruchtkörpern. Conidien schwarzbraun, einzeln oder in Reihen und dann nur undeutlich voneinander abgesetzt.

Auf Agar + Dextrose werden die Pykniden anscheinend viel größer, weil sich um sie ein dichtes Gewirr kohliger, engseptierter Fäden anlagert, die eine Art Gemmenmycelium[2]) bilden.

3 *Phoma radicis Vaccinii.*

Der vorigen Art außerordentlich ähnlich. Pykniden lange Zeit hellbraun, dann dunkel werdend, von ziemlich gleichmäßiger Größe, nur wenig größer, als bei voriger Art, sehr zahlreich, in und auf dem ganzen Substrat regelmäßig zerstreut. Im Durchschnitt 76 μ lang, die Papille eingerechnet, und 80 μ breit, im allgemeinen breiter als lang. Papille deutlich. Fruchtkörper meist einporig, doch bilden sich auch zwei- und dreiporige Exemplare, ohne daß dadurch die typische Krugform eine Veränderung erlitte. Sporenranke sehr locker, die längste beobachtete 735 μ lang und im Maximum 30 μ breit. Sporen oft auch einzeln aus der Papille tretend. Sehr häufig über der Papillenmündung Sporenblasen, wie bei voriger Art. Sporen hyalin, unregelmäßig in Gestalt und Größe, eher ei- als stäbchenförmig, oft an einem Ende dicker, 5 μ lang (auch etwas weniger), 2 – 3 μ breit. An einem oder beiden Polen Öltröpfchen. — Neben den Pykniden treten als zweite Fruktifikationsart mauerförmige Conidien von dunkelbrauner Farbe auf. Conidien einzeln oder in Reihen und dann scharf voneinander abgesetzt.

---

1) Zopf. Die Pilze, 1890, S. 35.

2) Zopf, a. a. O., S. 77.

In Agar und N-freier Nährlösung werden die Pykniden anscheinend viel größer, weil sich rings um sie ein Gewirr von schwarzbraunen, kohligen, engseptierten und unregelmäßig gestalteten Fäden anhäuft. Auch sind dann, wenigstens in älteren Kulturen, die Sporen nicht mehr ganz hyalin, sondern blaßbräunlich.

4. *Phoma radicis Tetralicis.*

Pykniden schwarz, kohlig, sehr wenig zahlreich, nur an der Oberfläche des Substrates, im engsten Umkreis um die Impfstelle, im Mittel 157 μ lang, 137 μ breit, Papille ziemlich undeutlich. Fruchtkörper einporig. Sporenentleerung durch Ranken, die an der Austrittsstelle sehr dick sind, aber rasch abnehmen (Ranken ca. 7700 μ lang, an der Austrittsstelle 32 μ, im Hauptteil 16 μ, am Ende nur 6 μ breit). Sporen hyalin, schwächer lichtbrechend, als die der vier andern Arten, 5 μ lang (auch etwas weniger), 1,3 — 2 μ breit. Keine Öltröpfchen an den Polen. — Der Pilz bildet weder Conidien, noch besonders gestaltete Gemmen. Das Mycel färbt das ganze Substrat tiefschwarz.

5. *Phoma radicis Ericae.*

Pykniden schwarzbraun, von ziemlich gleichmäßiger Größe, zahlreich, an der Oberfläche des ganzen Substrates zerstreut. Der einzelne Fruchtkörper krugförmig, ohne deutlich abgesetzte Papille, 157 μ lang, 107 μ breit. In älteren Kulturen merkwürdig zusammengesetzte Formen, indem ein Krug aus dem andern hervorzusprossen scheint. Fruchtkörper ein- bis fünfporig. Sporen in einer dicken Ranke austretend, Ranke mindestens 3200 μ lang, 35 μ breit. Sporen hyalin, regelmäßig, kurz stäbchenförmig, 3,9 μ lang, 1,3 μ breit, selten 4 μ lang, 2 μ breit. — Der Pilz bildet weder Conidien, noch besonders gestaltete Gemmen.

Die in den obigen Diagnosen angegebenen Zahlen über die Größe der Fruchtkörper und die Länge und Breite der Ranken beanspruchen natürlich keine allgemeine Gültigkeit. Die Maßzahlen der Fruchtkörper sind angeführt worden, weniger, um die Dimensionen der Pykniden festzustellen, als um zu zeigen, wie variabel diese Dimensionen sind und wie wenig sie als diagnostisches Merkmal verwertet werden können.

So gering aber die Unterschiede zwischen den einzelnen Pilzspecies auch sind, so beweist doch das konstante Auftreten dieser Unterschiede, daß wir es in der Tat mit verschiedenen *Phoma*-Arten zu tun haben. Gestützt wird diese Ansicht noch durch das

ganz verschiedene Verhalten der einzelnen Formen in stickstofffreien Nährlösungen. Bei reichlichem Luftzutritt und ziemlich hoher Dextrosekonzentration der stickstofffreien Kulturflüssigkeit bildet *Phoma radicis Oxycocci* viel Mycel und sehr viel reife Pykniden, *Phoma radicis Vaccinii* und *Phoma radicis Andromedae* bedeutend weniger Mycel und relativ sehr viel Pykniden, *Phoma radicis Tetralicis* sehr viel Mycel mit wenig oder gar keinen Pykniden, *Phoma radicis Ericae* viel Mycel mit vielen Pykniden, die aber die Reife in der gegebenen Kulturzeit (4 Wochen) nicht erlangen. Am geringsten sind die morphologischen Unterschiede zwischen *Phoma radicis Andromedae* und *Phoma radicis Vaccinii.* Sie beschränken sich auf geringe Größendifferenzen in den Fruchtkörpern, auf das Fehlen der polaren Öltröpfchen in den Sporen der ersten Art und auf kleine Verschiedenheiten in der Ausbildung der mauerförmigen Conidien.

IV. Kulturen in stickstoffreien Nährlösungen.

1. Kulturmethoden.

Da meine früheren Untersuchungen mich belehrt hatten, daß die von mir isolierten Pilze nur sehr geringe Mengen von Stickstoff zu binden vermögen, wurde auf die Anlegung der Kulturen die peinlichste Sorgfalt verwendet, um wenigstens die Fehlerquellen zu vermeiden, die vermieden werden können.

Die Versuche beschränkten sich ausschließlich auf N-freie Nährlösungen, da diese größere Sicherheit gegen Verunreinigungen bieten und für die Analyse viel handlicher sind. Das Trockengewicht der Pilze ließe sich überdies auf festem Substrat nicht bestimmen.

Als N-freie Nährlösungen wurden zahlreiche Modifikationen der von Winogradsky[1]) für *Clostridium Pastorianum* empfohlenen verwendet.

Dextrose	2,	3,	4,	5,	6,	7,	8,	9,	10,	12,	20%
KH_2PO_4	0,01	0,1	0,4	0,5	1%						
$MgSO_4$	0,002	0,02	0,2%								
$CaCO_3$	0,01	0,1	1	4%							

1) Winogradsky, Recherches sur l'assim. de l'azote libre de l'atmosph. par les microbes. Arch. des sc. biolog. de St. Pétersbourg, 1895. III, S. 297. Derselbe, *Clostridium Pastorianum*, seine Morphol. und seine Eigenschaften als Buttersäureferment. Centralbl. f. Bakt. 1902. II. Abtl., Bd. 9, S. 43 und 107. A. Fischer, Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl., S. 167.

[Statt $CaCO_3$ auch manchmal $MgCO_3$]

NaCl }
$FeSO_4$ } Spuren

25 50 100 150 ccm NH_3-freies dest. Wasser.

Als Kohlenstoff-Quelle wurde statt der Dextrose bisweilen auch Rohrzucker (2%, 10%) oder Mannit (2%) geboten.

Die am häufigsten verwendete Nährlösung hatte folgende Zusammensetzung:

100 ccm NH_3-freies dest. Wasser

Dextrose	7%	$CaCO_3$	0,01%
KH_2PO_4	0,5%	NaCl	Spuren.
$MgSO_4$	0,01%	$FeSO_4$	

Die Chemikalien waren von **Merck** in Darmstadt als garantiert N-frei bezogen worden. Sie wurden sorgfältig untersucht und ihr N-Gehalt tatsächlich = 0 befunden (vgl. analyt. Belege, Analyse 1). Für jede einzelne Kultur wurden die Nährstoffe besonders abgewogen, das destillierte Wasser jedesmal ausgekocht und noch siedend zu den Nährstoffen gegeben. Dann wurde sofort im Autoklav bei 120° sterilisiert und die Nährlösungen bis zum Erkalten im verschlossenen Autoklav belassen. Diese Vorsichtsmaßregeln sind durchaus geboten, um der Absorption von NH_3 vorzubeugen, die verhältnismäßig nicht unbedeutend sein kann (vgl. analyt. Belege, Analyse 18). Die verwendeten Erlenmeyerkolben waren vor Gebrauch jeweilen 24 Stunden lang mit einem Gemisch von $K_2Cr_2O_7 + H_2SO_4$ conc. gefüllt, dann mit heißem, destilliertem Wasser ausgewaschen und vor ihrer Verwendung staubfrei getrocknet worden.

Aspergillus und *Penicillium* wurden stets durch möglichst wenige Conidien aus Reinkulturen (Strichkulturen in Reagensgläsern) übertragen, die *Pykniden*-Pilze hie und da durch Mycelflöckchen aus Reinkulturen in Erlenmeyerkolben, meist aber durch einen einzelnen Fruchtkörper oder durch Sporen aus reinen Strichkulturen in Reagensgläsern. Im letzteren Fall wurden einige Pykniden in sterilem destilliertem Wasser geschüttelt, worauf die Sporen in langen, makroskopisch deutlich sichtbaren Ranken austraten. Dann wurden einige Tropfen des sporenhaltigen Wassers in die Nährlösung übertragen.

Daß die Kulturen, welche das Impfmaterial abgaben, auf ihre Reinheit geprüft wurden, ist wohl selbstverständlich, ebenso, daß nach Abschluß des Versuches an den N-freien Kulturen die Prüfung

wiederholt wurde (mikroskopische Untersuchung mit Immersion, mit oder ohne Färbung mit Ziehlscher Karbol-Fuchsin-Lösung). Nur in sehr wenigen Kulturen traten Verunreinigungen durch Bakterien auf. Häufiger waren solche durch *Aspergillus niger* und besonders durch *Penicillium glaucum.*

Der kleinere Teil der Kulturen kam, durch Baumwollpfropfen verschlossen, unter Glocken, die geschliffenen Glasplatten luftdicht aufsaßen und durch Wasser abgesperrt wurden. Die eintretende Luft passierte 2 U Röhren mit in NaOH resp. in H_2SO_4 getränkten Bimssteinstücken, um dem gebundenen Luftstickstoff den Zutritt zu wehren. Die meisten Kulturen aber wurden so angelegt, daß ein konstanter, langsamer Luftstrom durchgeleitet werden konnte.

Zu diesem Zweck wurden 6 Halbliter-Erlenmeyerkolben, je 3 nebeneinander, mit Gabelröhren und Gummischläuchen an eine Wasserstrahlpumpe gekoppelt. Jeder Kolben enthielt 100 bezw. 150 ccm Nährlösung und war in der oben erwähnten Weise gereinigt, sterilisiert und geimpft worden. Den Hals eines jeden Kolbens verschloß ein doppelt durchbohrter Kork, durch welchen eine kurze und eine bis unter die Flüssigkeitsoberfläche reichende Glasröhre führten. An beiden Glasröhren wurden bei den späteren Versuchen Kugeln geblasen, die, mit Baumwolle gefüllt, einen guten Abschluß gewähren und das Eindringen von Bakterien während des Aufstellens der Kulturgefäße verhindern[1]).

Nun wurden je 3 der kurzen Glasröhren durch Gummischläuche und Gabelröhren mit der Pumpe verbunden, die langen auf gleiche Weise zu je dreien mit 2 hintereinander liegenden großen U-Röhren, die fast ganz mit Bimssteinstücken und zu etwa $^1/_3$ mit NaOH bezw. H_2SO_4 gefüllt waren. Zwischen der Schwefelsäure-Vorlage und den Gabelröhren wurde ein 10 cm langer Glaszylinder mit sterelisiertem Wattepfropf eingeschaltet. Zu den ersten Versuchen waren statt der U-Röhren Waschflaschen verwendet worden, bei denen aber die NH_3-Absorption viel unvollkommener ist[2]).

---

1) Die Baumwollpfropfen in den Kugeln dürfen ja nicht zu fest sein, sonst entsteht beim Sterilisieren ein Überdruck im Gefäß, die Flüssigkeit steigt im langen Rohr empor, durchtränkt die Baumwolle und macht so den Kolben unbrauchbar.

2) Eine gleichlange absorbierende Flüssigkeitssäule bietet überdies in einer Waschflasche bedeutend größeren Widerstand, als in einer U-Röhre. Auch können die runden Blasen, die in der Waschflasche aufsteigen, nur an ihrer Oberfläche NH_3 abgeben, während die Luft im Innern der Blase unverändert bleibt. In der U-Röhre ist nicht nur die absorbierende Oberfläche sehr viel größer, sondern die Luftblasen werden auch, indem

Alle Teile, die bei Kulturen Verwendung fanden, wurden vor Gebrauch tüchtig sterilisiert: Der Kolbenverschluß natürlich gleichzeitig mit dem Kolben im Autoklav, die Gummischläuche in 80%-igem Alkohol, die Gabelröhren in Chromsäure ($K_2Cr_2O_7$ + H_2SO_4 conc.) und kochendem Wasser. Nach dem Impfen wurden sämtliche Verschlüsse mit Paraffin oder mit einem Gemisch von Kolophonium und gelbem Wachs zugegossen.

Unter den 6 mit der Wasserstrahlpumpe verbundenen Kolben befand sich bei den späteren Versuchen stets eine Kontrollkultur, die vor dem Sterilisieren geimpft worden war und solange wie die übrigen Kulturen durchlüftet wurde. Leider ist bei den ersten Versuchen diese Vorsichtsmaßregel unterlassen worden. Bei der Verwertung der gefundenen Zahlen soll daher jedesmal eine Anmerkung gemacht werden, wenn die Kontrollkultur fehlt.

Ein solcher Kontrollversuch ist bei den durchlüfteten Kulturen durchaus erforderlich, weil trotz aller Vorsichtsmaßregeln im Laufe der Zeit eine Absorption von gebundenem Stickstoff stattfinden kann (vgl. analyt. Belege 18, 19). Daß dieser Stickstoff aber erst während der wochenlangen Durchlüftung in die Nährlösungen gelangt, wird durch den Umstand bewiesen, daß die Kontrollversuche der nicht durchlüfteten Kulturen ohne Ausnahme N-frei bleiben (vgl. analyt. Belege 6, 8).

2. Wachtsums- und Fruktifikationsbedingungen.

Von Einfluß auf das Gedeihen der untersuchten Pilze in N-freien Nährlösungen ist in erster Linie die C-Quelle. Rohrzucker und Mannit sind in dieser Beziehung weniger günstig, als Dextrose, die deshalb fast ausschließlich als C-Quelle verwendet wurde.

Die Schimmelpilze scheinen anspruchsvoller zu sein, als die *Phoma*-Arten; diese gediehen in 2% Rohrzucker- oder Mannitlösung noch ganz gut, während *Aspergillus* und *Penicillium* bei Darbietung von 2% Rohrzucker nur äußerst kümmerlich wuchsen und zuweilen überhaupt nicht einmal auskeimten. Immerhin ist auch für die *Phoma*-Arten Dextrose wesentlich besser, als Mannit oder Rohrzucker. *Phoma radicis Oxycocci* bildete z. B. bei Darbietung von 2% Dextrose in 28 Tagen 30 mg Trockensubstanz, bei 2% Mannit in der gleichen Zeit nur 11,8 mg.

---

sie sich zwischen den Bimssteinstücken durchzwängen, verändert und zerteilt, wodurch natürlich viel mehr Luft mit der Schwefelsäure in Berührung kommt.

Nun entwickeln sich zwar sämtliche Pilze am besten, wenn ihnen Dextrose geboten wird; doch bestehen zwischen den verschiedenen Arten bei gleichen Kulturbedingungen sehr große Differenzen. *Penicillium glaucum* und *Aspergillus niger* z. B. entwickeln sich in den unter Glocken gehaltenen Kulturen, also bei stagnierender Luft, nur wenig, bilden aber bald Conidien und bleiben nach 2—3 Wochen in der Entwicklung fast ganz stehen. In durchlüfteten Kulturen dagegen gedeihen sie vegetativ ungleich besser, während die Conidienbildung bei *Penicillium* relativ weniger ausgiebig ausfällt und bei *Aspergillus* sogar fast ganz unterbleibt[1]).

Vergleichen wir damit einen der Pyknidenpilze, z. B. *Phoma r. Oxycocci*, so finden wir, daß er auch in stagnierender Luft ausgezeichnet wächst und ein dichtes, bald braun oder schwarz werdendes Mycel bildet. Dieses bedeckt die Oberfläche der Nährlösung in einer bis 0,5 cm dicken, kompakten Schicht, so daß der Erlenmeyerkolben vollständig umgekehrt werden kann, ohne daß ein Tropfen der Nährlösung ausfließt. Während aber die beiden Schimmelpilze unter den gleichen Bedingungen nach wenigen Tagen zur Fruktifikation schreiten, bildet *Phoma radicis Oxycocci* keine einzige Pyknide. Diese entstehen dann aber um so zahlreicher, wenn die Kultur durchlüftet wird. Vergleichen wir nun die Trockengewichte der drei oben erwähnten Pilze, so finden wir bei Kulturen in stagnierender Luft folgendes Verhältnis (*Penicillium* = 1 gesetzt):

Phoma r. O.	*Asp. niger*	*Pen. glauc.*
7,6	2,3	1.

In durchlüfteten Kulturen stellen sich die beiden Schimmelpilze wesentlich günstiger und zwar nicht nur relativ, sondern auch absolut. Setzen wir das Trockengewicht von *Penicillium* = 1, so ergibt sich folgendes Verhältnis:

---

1) Diese Verschiedenheit zwischen den beiden Schimmelpilzen ist jedenfalls nicht so zu deuten, als ob *Aspergillus* infolge der günstigeren Kulturbedingungen die Conidienbildung unterlasse. Die Ursache liegt vielmehr in dem Umstand, daß die Conidienträger von *Aspergillus* zarter sind und in der durch austretende Luftblasen fortwährend erschütterten Flüssigkeit umfallen. Dadurch ist natürlich die Bildung der schwarzbraunen Sporen ausgeschlossen (Klebs, Phys. d. Fortpfl. S. 457). Durch mikroskopische Untersuchung lassen sich im submersen Mycel zahlreiche umgestürzte Conidienträger nachweisen, deren Sterigmen zu Fäden, manchmal sogar wieder zu Conidienträgern ausgewachsen sind (Klebs, a. a. O.), sodaß die abenteuerlichsten Gebilde entstehen. Auch durchwachsene Hyphen sind nicht selten, wobei es im Innern eines Conidienträgers bis zur Bildung eines neuen Trägers mit Sterigmen und Sporen kommen kann.

Phoma r. O.	*Asp. niger*	*Pen. glauc.*
3,6	1,8	1.

Immerhin bilden auch hier die Schimmelpilze bedeutend weniger Trockensubstanz, als *Phoma r. O.*, die unter den untersuchten *Phoma*-Arten betreffs Bildung von Trockensubstanz die Mitte hält.

Sämtliche untersuchten Pilze wachsen übrigens in stagnierender Luft so, daß die Mycelien von Anfang an möglichst die Flüssigkeitsoberfläche einnehmen, während sie in den durchlüfteten Kulturen entweder ganz oder doch während längerer Zeit submers bleiben. Bedingt wird diese Verschiedenheit in erster Linie durch die ungleiche Sauerstoff-Versorgung. Bei den *Phoma*-Arten wirkt aber auch noch das Stickstoff-Bedürfnis mit, da in anaëroben, nicht durchströmten Kulturen die Mycelien ebenfalls, wenn auch nicht ganz so ausgeprägt, die Flüssigkeitsoberfläche bevorzugen.

Was nun die Fruktifikation anbelangt, so ist schon hervorgehoben worden, daß die *Phoma*-Arten in N-freien Nährlösungen steril bleiben können unter Bedingungen, bei denen die Schimmelpilze noch reichlich Conidien bilden. Nun hängt aber, wie wir später sehen werden, die Größe der Stickstoffbindung wesentlich davon ab, ob Fruktifikation eintritt oder nicht. Es galt deshalb festzustellen, welche Faktoren für die Entstehung der Pykniden maßgebend sind. Am genauesten untersucht wurden die Verhältnisse bei *Phoma radicis Oxycocci.* Das Ergebnis darf aber nicht ohne weiteres verallgemeinert werden, da die übrigen *Phoma*-Arten z. T. nicht unwesentliche Abweichungen zeigen.

Schon in meiner vorläufigen Mitteilung[1]) habe ich hervorgehoben, daß der „*Oxycoccus*-Pilz“, so gut er auch in N-freien Nährlösungen bei ruhender Luft gedieh, es doch niemals zur Fruktifikation brachte.

Diese Angabe war für den damaligen Stand der Untersuchungen vollkommen richtig, denn zu jener Zeit hatte ich den Pilz nur in Dextroselösungen von niedriger Konzentration (2 %, 3 %) gezüchtet. Die neueren Versuche haben die früheren Befunde bestätigt, wie aus nachfolgender Tabelle ersichtlich ist.

Tabelle II. Nährlösung.

25 ccm NH_3-freies dest. Wasser. Nicht durchlüftet.

Dextrose 2 % 4 % 6 % 8 % 10 % $CaCO_3$ 0,01 %

KH_2PO_4 0,1 % . . . . NaCl } Spuren

$MgSO_4$ 0,02 % . . . . $FeSO_4$ }

1) a. a. O., S. 270.

	Pilz	Alter	Konz. der Dext.	Bemerkungen
1.	*Phoma radicis Oxycocci*	49 Tage	2 %	Mycel gleichmäßig die Nährlösung erfüllend; keine Pykniden.
2.		49 „	4 „	Mycel bildet 8 mm breite, lockere Oberflächenschicht, keine Pykniden.
3.		49 „	6 „	Mycel bildet 7 mm breite Oberflächenschicht, Luftmycel; 3—4 winzige Pykniden.
4.		49 „	8 „	Oberflächenschicht 5—6 mm dick, sehr kompakt, starkes Luftmycel; 3—4 kleine Pykniden.
5.		49 „	10 „	

Bei einem Dextrosegehalt bis zu etwa 5 % fehlt also in ruhender Luft die Pyknidenbildung gänzlich; bei höheren Konzentrationen bleibt sie ceteris paribus äußerst gering. Eine Erklärung dieser Erscheinung soll weiter hinten versucht werden; hier sei nur darauf hingewiesen, daß der Reichtum an organischen Kohlenstoff-Verbindungen für die Fruktifikation offenbar erst von sekundärer Bedeutung ist. Denn auch bei niedrigen Dextrosekonzentrationen oder bei Darbietung minderwertiger C-Quellen, wie Mannit, tritt reichlich Pyknidenbildung ein, wenn die Kulturen durchlüftet werden.

Was den unter Glocken abgesperrten Kulturen fehlt, ist also entweder der Sauerstoff oder der Stickstoff.

Der Sauerstoff scheint auf den ersten Blick allerdings eine nebensächliche Rolle bei der Pyknidenbildung zu spielen, wie aus folgendem Versuch hervorgeht: 4 Reagensgläser wurden zu $^3/_4$ mit N-freier Nährlösung gefüllt und derselben soviel KNO_3 zugesetzt, daß jede Kultur 0,7 mg N erhielt. Nach dem Impfen kamen die Kulturen unter einen engen, oben geschlossenen Zylinder, der einer Glasplatte luftdicht aufsaß und durch Wasser abgesperrt wurde. Die in den Kulturgefäßen eingeschlossene Luftmenge betrug höchstens 3 ccm mit ca. 0,6 ccm Sauerstoff. Die Mycelfläche, die mit der Luft in Berührung trat, war höchstens 1 qcm groß. Aber trotzdem der Sauerstoffzutritt ein äußerst beschränkter war, bildeten sich in kurzer Zeit normale Pykniden aus.

Die Kulturen in Halbliter-Erlenmeyerkolben dagegen, die wie üblich unter großen Glocken standen, aber bei sonst gleicher Nährlösung keinen gebundenen Stickstoff erhielten, blieben vollkommen steril, trotzdem ihnen das 130fache an Sauerstoff zur Verfügung stand[1]) und die Myceloberfläche mindestens 75 qcm betrug.

1) Die Halbliter-Erlenmeyerkolben enthielten neben 100 ccm Nährlösung noch 400 ccm Luft mit rund 80 ccm Sauerstoff und 320 ccm Stickstoff.

Steht also den Kulturen gebundener Stickstoff zur Verfügung, so fruktifizieren sie, trotz des sehr beschränkten Sauerstoff-Zutrittes, ganz normal, während sie bei relativ viel besserer Sauerstoff-Versorgung steril bleiben, wenn ihnen nur molekularer Stickstoff geboten wird. Dieses Verhalten läßt sich ohne Schwierigkeit aus der Tatsache erklären, daß zur Bindung des Luftstickstoffes eben sehr viel mehr Energie erforderlich ist, als zur Assimilation von Stickstoffverbindungen. Es ist aber einleuchtend, daß bei durchlüfteten Kulturen, wo der Sauerstoff direkt dem ganzen Mycel zugänglich ist, die Atmung eine viel ausgiebigere sein wird, als in stagnierender Luft, wo die kompakte Oberflächenschicht die tieferliegenden Mycelpartien von der Luft gänzlich abschließt.

Die Menge des verfügbaren Stickstoffes spielt bei dieser Erscheinung offenbar eine ganz untergeordnete Rolle. Die 0,7 mg gebundenen Stickstoffes in den Reagensglaskulturen genügen zur Fruktifikation, die 400 mg Atmosphärenstickstoff[1]) der Erlenmeyerkulturen genügen nicht — oder besser gesagt, sie können nicht genügend verwertet werden, weil die zur Assimilation nötige Energie fehlt.

Um also durch reichliche Fruktifikation eine ansehnliche Stickstoffbindung zu erzielen, muß den Kulturen viel Sauerstoff zur Verfügung gestellt werden. Für das bloß vegetative Wachstum ist dies durchaus nicht erforderlich; da zeigt sich der Organismus im Gegenteil sehr genügsam (vgl. S. 393).

Nun ergibt sich aber aus Tabelle II, daß *Phoma radicis Oxycocci* auch in stagnierender Luft vereinzelte Pykniden bilden kann — dann nämlich, wenn die Dextrosekonzentration 5 % überschreitet. Diese veränderte Sachlage schreibe ich aber nicht etwa direkt der besseren Ernährung zu, oder einem geringen Stickstoffgehalt der Dextrose, der sich erst bei höherer Konzentration geltend machte, sondern dem Umstand, daß der Pilz bei höherem Dextrosegehalt ein ausgeprägtes Luftmycel bildet[2]). Dadurch wird aber sowohl die assimilierende, als auch die atmende Oberfläche stark ver-

---

1) Die Halbliter-Erlenmeyerkolben enthielten neben 100 ccm Nährlösung noch 400 ccm Luft mit 320 ccm N, oder 1 l N = 1,25440 g gesetzt, rund 400 mg N.

2) Daß das Luftmycel erst bei höherem Dextrosegehalt auftritt und mit steigender Konzentration zunimmt, führe ich darauf zurück, daß das dem osmotischen Wert des Substrates angepaßte Mycel erst bei höherem Dextrosegehalt vor zu starker Transpiration genügend geschützt ist, um an die Luft wachsen zu können.

größert. Wenn sich daher in nicht durchlüfteten Kulturen überhaupt Pykniden bilden, so entstehen sie nur an der Luft, d. h. an der Oberfläche des Mycels oder an der freien Gefäßwandung.

Nun kommen aber für die Pyknidenbildung noch zwei weitere Faktoren in Betracht, nämlich das Kaliumphosphat und das Magnesiumsulfat der N-freien Nährlösung. Über den Einfluß des Phosphatgehaltes gibt die nachfolgende kleine Tabelle Aufschluß.

Tabelle III. Nährlösung.

25 ccm NH_3-freies dest. Wasser.

Dextrose	10%	. . . .		$CaCO_3$	0,01%
KH_2PO_4	0,01%	0,1%	1% . . .	NaCl	Spuren
$MgSO_4$	0,02%	. . . .		$FeSO_4$	Spuren

Unter Glocken, nicht durchlüftet.

	Pilz	KH_2PO_4	Entwicklung des Mycels nach				Pykniden
			6 Tagen	7 Tagen	20 Tagen	62 Tagen	
1.	*Phoma radicis Oxycocci*	0,01%	noch nicht nachweisb.	wenig	ordentlich	in allen 3 Kulturen gleich stark	2 kleine Pykniden im Luftmycel.
2	*Phoma radicis Oxycocci*	0,1 „	noch nicht nachweisb.	ordentlich	ordentlich	in allen 3 Kulturen gleich stark	zieml. viel kleine Pykniden.
3.	*Phoma radicis Oxycocci*	1 „	makrosk. sichtbar	sehr gut entwickelt	außerord. stark	in allen 3 Kulturen gleich stark	sehr zahlr. kleine Pykniden.

Die Dextrosekonzentration ist absichtlich so hoch (10%) gewählt worden, weil dann nach dem früher gesagten (S. 374, 375) Pyknidenbildung von vorne herein zu erwarten stand.

Aus der Tabelle entnehmen wir die Tatsache, daß innerhalb der gegebenen Grenzen die Kulturen sich um so schneller entwickeln, je höher der Phosphatgehalt der Nährlösung ist. Diese Überlegenheit der phosphatreichen Kulturen besteht aber nur während der ersten 2—3 Wochen, später findet ein Ausgleich statt, so daß die Mycelien in bezug auf Masse nicht mehr voneinander zu unterscheiden sind. Anders verhält es sich mit der Fruktifikation. Da können wir nur die unzweifelhafte und dauernde Überlegenheit der phosphatreicheren Kulturen konstatieren. Denn während bei 0,01% Phosphat in 2 Monaten nur 2 Pykniden entstanden sind, haben sich in der gleichen Zeit bei 0,1% ziemlich viele, bei 1% sogar sehr zahlreiche Fruchtkörper gebildet. Mit steigendem Gehalt an KH_2PO_4 nimmt also innerhalb der gegebenen Grenzen die Fruchtkörperbildung zu. Ob diese günstige Wirkung der Phosphorsäure, oder dem Kalium, oder beiden Bestandteilen des Salzes zuzuschreiben ist, habe ich nicht untersucht, da

es mir ja lediglich darauf ankam, die Fruktifikationsfähigkeit des Pilzes zu steigern.

Durch ganz analoge Versuche wurde der Einfluß des $MgSO_4$ auf die Entstehung der Pykniden ermittelt. Wir finden die Ergebnisse in Tabelle IV zusammengestellt.

Tabelle IV. Nährlösung.

25 ccm NH_3-freies dest. Wasser.

Dextrose 10 % . . . . $CaCO_3$ 0,01 %

KH_2PO_4 0,1 % . . . . NaCl } Spuren

$MgSO_4$ 0,002 % 0,02 % 0,2 % . $FeSO_4$ } Spuren

Unter Glocken, nicht durchlüftet.

	Pilz	$MgSO_4$	Entwicklung des Mycels nach				Pykniden
			6 Tagen	7 Tagen	11 Tagen	62 Tagen	
1.	*Phoma radicis Oxycocci*	0,002 %	makrosk. sichtbar	kräftig	gut entw.	in allen 3 Kulturen gleich stark	ziemlich viel norm. Pykniden.
2.		0,02 „	makrosk. nicht sichtbar	ordentlich	gut entw.		nicht halb so viel wie in 1.
3.		0,2 „		schwach	zieml. schwach		3 oder 4 winzige Pykniden.

Aus Tabelle IV ist ersichtlich, daß sich die Kulturen gerade entgegengesetzt verhalten, wie die der vorhergehenden Versuchsreihe, d. h. die Kultur mit minimalem Magnesiumgehalt entwickelt sich am schnellsten, diejenige mit maximalem am langsamsten. Aber auch hier gleichen sich die Unterschiede schon nach 2 Wochen nahezu, nach 2 Monaten vollständig aus. Dauernd bleiben wiederum nur die Unterschiede in der Pyknidenbildung: die Kultur mit minimalem Mg-Gehalt weist ziemlich viele, z. T. große Fruchtkörper auf, diejenige mit mittlerem Gehalt nicht einmal halb so viel, diejenige mit maximalem Gehalt bloß 3 oder 4, und dazu noch sehr kleine Exemplare. *Mit steigendem Gehalt an $MgSO_4$ nimmt also ceteris paribus und innerhalb der gegebenen Grenzen die Fruchtkörperbildung ab.*

So günstig aber auch die Konzentrationen des Phosphates und des Magnesiumsalzes gewählt sind — eine auch nur annähernd so reichliche Fruktifikation, wie in den durchlüfteten Kulturen, tritt in stagnierender Luft niemals ein. Die Pykniden bleiben meistens klein und erreichen nur selten die volle Reife. Das kann nach dem früher Gesagten nicht überraschen. Was ja diesen Kulturen fehlt, ist in erster Linie die Zuführung von Sauerstoff zu möglichst großen Teilen des Mycels. Und über den Sauerstoffmangel helfen

auch die optimalen Phosphatkonzentrationen nicht hinweg. Der Pilz bringt wohl zahlreiche Fruchtkörperanlagen hervor; aber die Bildung der Sporen unterbleibt. —

Endlich sei noch der Einfluß erwähnt, den der Dextrosegehalt der Nährlösung auf die Fruktifikation ausübt. Während bei allen Kulturen mit steigender Konzentration (bis zu 10 oder 12 %) das Trockengewicht zunimmt (vgl. S. 390 dieser Arbeit), übt der Dextrosegehalt auf die Pyknidenbildung nur in den durchlüfteten Kulturen einen merklichen Einfluß aus: von 2 % Dextrose ansteigend erreicht die Fruktifikation ihr Maximum bei etwa 8 %, um von da an wieder abzunehmen.

Fassen wir die gefundenen Resultate zusammen, so ergibt sich trotz der unvermeidlichen und z. T. sehr beträchtlichen individuellen Schwankungen für die Fruchtkörperbildung bei *Phoma radicis Oxycocci*, daß sie von der Menge des assimilierbaren Stickstoffes abhängt, daß sie mit steigender Dextrosekonzentration bis zu dem um 8 % liegenden Optimum zunimmt und daß sie, ceteris paribus, in phosphatreicheren (bis zu 1 %) oder in magnesiumärmeren (bis zu 0,002 %) Nährlösungen eine Steigerung erfährt.

3. Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes.

Die bisher veröffentlichten Untersuchungen über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes durch Pilze haben z. T. recht widersprechende Resultate zutage gefördert. Während Puriewitsch[1]) *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* die Fähigkeit zuerkannte, den molekularen Stickstoff zu binden, kam Fermi[2]) bei den nämlichen Organismen zum entgegengesetzten Resultat: nicht einmal qualitativ ließ sich Stickstoff nachweisen, wenn die Pilze in N-freier Nährlösung gezüchtet worden waren. Fermi zog daraus den Schluß, die fraglichen Organismen vermöchten überhaupt ohne Stickstoff zu gedeihen. Negative Resultate ergaben auch die Versuche von Brefeld[3]) mit einem Brandpilz, und der geringe Stickstoff-Gewinn (2,3 mg), den Gerlach und Vogel[4]) bei

---

1) Puriewitsch, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1895, S. 342.

2) C. Fermi, Stickstoffreie Mikroorganismen und Enzyme? Centralbl. f. Bakt. 1896, II. Abt., Bd. 2, S. 505.

3) Brefeld, Versuche über die Stickstoffaufnahme bei Pflanzen. 78. Jahres-Ber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cult. 1900, Zool.-bot. Sect., S. 27—38.

4) Gerlach und Vogel, Weitere Versuche mit stickstoffbind. Bakt. Centralbl. f. Bakt. 1903, II. Abt., Bd. 10, S. 636.

der Reinkultur eines Schimmelpilzes in N-freier Nährlösung erzielten, wird von den beiden Forschern als innerhalb der Fehlergrenze liegend betrachtet. Zu positiven Resultaten kam in neuerer Zeit Saida[1]), der für *Phoma Betae*, *Aspergillus niger* und einige andere Pilze Assimilation von molekularem Stickstoff nachgewiesen hat.

Wir stehen also vor der Tatsache, daß den nämlichen Organismen von den einen Forschern die Bindung von Luftstickstoff zugeschrieben wird, während andere ihnen diese Fähigkeit aberkennen. Die Ursache dieser Diskrepanz liegt z. T. darin, daß sich bei Wiederholung der Versuch durch verschiedene Experimentatoren abweichende Resultate ergeben haben, z. T. aber auch darin, daß Zahlen, die die einen als beweiskräftig anführen, von den andern als innerhalb der Fehlergrenze liegend abgelehnt werden.

Nun ist die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes naturgemäß zuerst bei denjenigen Organismen entdeckt worden, die diese Fähigkeit im höchsten Grade besitzen, bei den Bakterien. Durch die bahnbrechenden Arbeiten von Hellriegel[2]) und Winogradsky[3]), durch die Auffindung des *Azotobacter chroococcum* durch Beijerinck[4]) ist uns die Kenntnis von Stickstoff-Sammlern allerersten Ranges vermittelt worden.

Wenn durch Hellriegel und Wilfahrt[5]) ein Stickstoff-Gewinn von über 900 mg, durch Winogradsky[6]), Beijerinck und van Delden[7]), Gerlach und Vogel[8]) Stickstoffgewinne von 40—120 mg festgestellt worden sind, so erscheinen daneben die durch Pilze erzielten Stickstoffgewinne von 3—10 mg allerdings verschwindend klein. Aber so unbedeutend an und für sich ein

1) Saida, Über die Assim. des freien Stickstoffes durch Schimmelpilze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1902, Generalvers. Heft, S. 107.

2) Hellriegel, Untersuchung über die Stickstoffnahrung der Gramineen und der Leguminosen. 1888.

3) Winogradsky, Recherches sur l'assim. de l'azote libre de l'atmosphère par les microbes. Arch. sc. biol. St. Pétersbourg. 1895, Tome III.

4) Beijerinck, Über oligonitrophile Mikroben. Centralbl. f. Bakt. 1901, II. Abt., Bd. 7, S. 561.

5) Hellriegel und Wilfahrt, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1889, S. 141.

6) Winogradsky, a. a. O. und Centralbl. f. Bakt. 1902, II. Abt., Bd. 9, S. 43 u. 107.

7) Beijerinck und van Delden, Über d. Assim. d. freien Stickstoffes durch Bakterien. Centralbl. f. Bakt. 1902, II. Abt., Bd. 9, S. 3.

8) Gerlach und Vogel, Stickstoffsammelnde Bakterien. Centralbl. f. Bakt. 1902, Bd. 9, S. 817 und 881.

solcher Stickstoffgewinn auch sein mag, und so wenig die assimilatorische Tätigkeit der Schimmelpilze für die Landwirtschaft auch ins Gewicht fallen mag — für den Organismus selbst kann sie deswegen doch von fundamentaler Bedeutung sein.

A priori ist kein Grund für die Annahme vorhanden, die Pflanzen schieden sich bezüglich ihrer Stickstoff-Ernährung in zwei prinzipiell scharf getrennte Gruppen: in solche, die nur Stickstoffverbindungen, und in solche, die nur den molekularen Stickstoff verwerten können. Nach Pfeffer[1]) darf man vielmehr „auf Grund der Erfahrungen über andere Funktionen mit Sicherheit erwarten, daß die Befähigung zur Assimilation des freien Stickstoffs in einem graduell verschiedenen Maße ausgebildet ist, und daß sich Abstufungen zu denjenigen Organismen finden, in denen eine solche Assimilation nicht mehr zu bemerken ist“.

Die Frage ist nur, ob wir imstande sind, mittels der uns zu Gebote stehenden chemischen Methoden derartige minimale Stickstoffmengen mit genügender Sicherheit nachzuweisen. Von den Forschern, die zu positiven Resultaten gelangt sind, wird dies ohne weiteres angenommen, von den andern ebenso bestimmt verneint. Aber meines Wissens enthält keine der veröffentlichten Arbeiten[2]) Angaben über die Zuverlässigkeit der allgemein üblichen Kjeldahlschen Methode. Und doch hängt von diesem Faktor alles ab.

Dazu kommt noch, daß bei so außerordentlich kleinen Stickstoffmengen die chemischen Untersuchungen mit der peinlichsten Gewissenhaftigkeit ausgeführt werden müssen, daß wenigstens alle Fehler, die vermieden werden können, auch unbedingt vermieden werden, wenn nicht alles auf dem Spiele stehen soll. Und da es bei diesen Arbeiten in erster Linie auf fehlerfreie chemische Untersuchungen ankommt, so ist die genaue Angabe der angewendeten Methode, der Hinweis auf die möglichen Fehlerquellen und eine möglichst unverkürzte Anführung der Analysen ebenso unerläßlich, wie bei irgend einer andern chemischen Arbeit. Denn nur auf diese Weise ist es für andere möglich, die Befunde gehörig nachzuprüfen, übersehene Fehler aufzudecken und der Arbeit das Zutrauen zu schenken, das sie verdient.

Die Besprechung der chemischen Methoden und die analytischen Belege finden sich im folgenden Abschnitt zusammengestellt.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 1897, I, S. 384.

2) Die Arbeit von Thiele in den Mitteil. d. landwirtsch. Instit. d. königl. Univ. Breslau, Bd. III, 1905, Heft 2 war mir leider nicht zugänglich.

Hier sollen nur die Gesamtresultate erörtert werden. Bezüglich der in den Tabellen verwendeten Zahlen und der ihnen anhaftenden Fehler und Mängel sei ebenfalls auf die analytischen Belege verwiesen. Die Versuchsanstellung ist zu Anfang des III. Abschnittes eingehend besprochen worden, sodaß ich mich hier kurz fassen kann.

A. Die Schimmelpilze.

Aspergillus niger.

Tabelle V. Nährlösung.

100 bezw. 50 ccm NH_3-freies dest. Wasser.

Dextrose 5 %	$CaCO_3$ 0,01 %
KH_2PO_4 0,1 % bezw. 1 %	NaCl } Spuren
$MgSO_4$ 0,02 %	$FeSO_4$ } Spuren

Kulturen teils in ruhender Luft unter Glocken, teils durchlüftet.

Nr. 1. 100 ccm	während 40 Tagen von N-Verbindung. freie Luft durchgesogen.
„ 1 x. 100 „ Kontrollvers., vor dem Sterilisieren geimpft	
Nr. 2. 50 ccm	53 Tage unter Glocken in ruhender Luft; Zutr. von N-Verbindung. ausgeschlossen.
„ 2 x. 50 „ Kontrollvers., vor dem Sterilisieren geimpft	
Nr. 3. 100 ccm 1 % KH_2PO_4	während 55 Tagen von N-Verbindung. freie Luft durchgesogen.
„ 3 x. 100 „ desgl., Kontrollvers., vor d. Sterilis. geimpft	

Resultate[1]).

Nr. 1 x = 0,8775 mg N (4)
„ 2 x = N-frei (6)
„ 3 x = 1,2067 mg N[2]).

	Nr. 1 (3) 41 Tage	Nr. 2 (5) 53 Tage	Nr. 3 (7) 55 Tage
Trockengew. d. Mycels .	106,3 mg	37,2 mg	75 mg
N-Gehalt des Mycels . .	0,7010 mg = 0,66 %	0,5616 mg = 1,45 %	0,7024 mg = 0,94 %
N-Gehalt der Nährlösg.	3,5100 „ [3])	0,0000 „	3,3696 „
Gesamtgehalt an N . .	4,2110 mg	0,5616 mg	4,0720 mg
N-Gehalt d. Kontrollvers.	0,8775 „	0,0000 „	1,2067 „ [2])
N-Gewinn	3,3335 mg	0,5616 mg	2,8653 mg
Verarbeitete Dextrose .	1220 mg	nicht bestimmt	1971 mg
Ass. N für 1 g verarb. Dextrose	2,71 „	„ „	1,45 „

1) Die eingeklammerten Zahlen verweisen auf die entsprechenden Analysen im folgenden Abschnitt.

2) Kontrollversuch 3 x ist verunglückt; daher wurde das Ergebnis des Kontrollversuches 1 x auf 55 Tage berechnet und in Abzug gebracht.

3) Der relativ hohe N-Gehalt der Nährlösung rührt davon her, daß das Mycel zuerst dekantiert wurde, wodurch natürlich die meisten Sporen ins Filtrat gerieten.

In den Kulturen 1 und 3 bilden sich innerhalb 8 Tagen Conidien, in 2 etwas später; Kultur 3 wies aber mehr Conidien auf, als Kultur 1, was vielleicht dem höheren Phosphatgehalt zuzuschreiben ist.

Aus Tabelle V ergeben sich folgende Tatsachen:

1. *Aspergillus niger* gedeiht in N-freien Nährlösungen, ob dieselben durchlüftet werden oder nicht. Doch ist das Wachstum in den durchlüfteten Kulturen 2—3 mal so stark. Relativ hoher Phosphatgehalt scheint die Bildung von Trockensubstanz ungünstig zu beeinflussen.

2. Je höher das Trockengewicht ist, um so geringer fällt sein prozentualer Stickstoffgehalt aus.

3. Der absolute Stickstoffgewinn ist außerordentlich gering, namentlich in den nichtdurchlüfteten Kulturen. Doch findet auch hier unzweifelhafte Stickstoffassimilation statt.

4. Das günstigere Ergebnis der durchlüfteten Kulturen ist jedenfalls nicht nur der reichlicheren Sauerstoff-Versorgung zuzuschreiben, sondern auch der Zufuhr geringer Mengen gebundenen Stickstoffes. Daß der Pilz aber auch ohne diesen sich zu entwickeln vermag, beweisen die Kulturen in ruhender Luft.

Aspergillus niger und *Penicillium glaucum*.

Tabelle VI. Nährlösung.

50 ccm NH_3-freies dest. Wasser.

Dextrose 5% . . . . $CaCO_3$ 0,01%
KH_2PO_4 0,4% . . . . NaCl } Spuren
$MgSO_4$ 0,002% . . . . $FeSO_4$ }

Kulturzeit 28 Tage.

Nr. 4. *Aspergillus niger* . . . . }
„ 4a. *Penicillium glaucum* . . . . } unter Glocken in ruhender Luft. N-Verbindungen der Luft ausgeschlosssen.
„ 4x. Kontrollversuch, vor dem Sterilisieren geimpft }

Resultate.

4x = N-frei (8).

	Nr. 4 (9)	Nr. 4a (10)
Trockengewicht des Mycels	17,4 mg	7,5 mg
N-Gehalt des Mycels	0,4212 mg = 2,42%	0,2106 mg = 2,8%
Nährlösung	N-frei	N-frei
Verarbeitete Dextrose . . . . , . .	596 mg	359 mg
Assim. N pro 1 g verarb. Dextrose . .	0,707 mg	0,587 mg

In beiden Kulturen im Verhältnis zu den armseligen Mycelien ziemlich reichliche Conidienbildung.

Tabelle VII. Nährlösung.

100 ccm NH_3-freies dest. Wasser.

Dextrose 7 %	$CaCO_3$ 0,01 %
KH_2PO_4 0,5 %	NaCl } Spuren
$MgSO_4$ 0,01 %	$FeSO_4$ } Spuren

Kulturzeit 28 Tage.

Nr. 5. *Aspergillus niger* . . . . } Von N-Verbindungen freie Luft durchgeleitet
„ 5a. *Penicillium glaucum* . . . . }
„ 5x. Kontrollversuch, vor dem Sterilisieren geimpft }

Resultate.

Kontrollversuch 5x nicht brauchbar, weil verunreinigt.

	Nr. 5 (11)	Nr. 5a (12)
Trockengewicht des Mycels	48,8 mg	28,3 mg
N-Gehalt des Mycels	1,0530 mg = 2,15 %	1,4040 mg = 4,96 %
N-Gehalt der Nährlösung	0,8424 „ [1]	1,4040 „ [1]
Gesamtgehalt an N	1,8954 mg	2,8080 mg
Verarbeitete Dextrose	1105,6 mg	740,8 mg
Assim. N pro 1 g verarb. Dextrose	1,71 „	3,8 „

In Tabelle VII ist möglicherweise der Gesamtgehat an Stickstoff etwas zu hoch angegeben, da der Kontrollversuch nicht in Abzug gebracht werden kann. Legt man den Kontrollversuch 1x Tabelle V zugrunde, und nimmt man an, die Absorption der in der Luft enthaltenen N-Verbindungen verlaufe proportional der Durchlüftungszeit, so wären bei 5 und 5a 0,1775 mg in Abrechnung zu bringen und die Menge des gebundenen Stickstoffes pro 1 g verarbeiteter Dextrose = 1,55 bezw. 3,55 mg zu setzen.

Den Tabellen VI u. VII entnehmen wir folgende Tatsachen:

1. Auch *Penicillium glaucum* ist in durchlüfteten wie nichtdurchlüfteten Kulturen zur Bindung des atmosphärischen Stickstoffes befähigt, allerdings ebenfalls in sehr geringem Grade.

2. Die durchlüfteten Kulturen erweisen sich wiederum als für die Entwicklung viel günstiger.

3. *Penicillium glaucum* bildet unter den gebotenen Bedingungen nur halb soviel Trockensubstanz, wie *Aspergillus niger*.

4. Auch *Penicillium glaucum* kann, obgleich nur kümmerlich, ohne gebundenen Stickstoff fortkommen.

Vergleichen wir die *Aspergillus*-Kulturen von Tabelle VI u. VII mit denjenigen der Tabelle V, so scheint sich hieraus eine Bestätigung der (S. 382) ausgesprochenen Vermutung zu ergeben, daß höherer Phosphatgehalt die Bildung von Trockensubstanz beeinträchtigt. Berechnet man die Trockengewichte der verschiedenen Kulturen auf die gleiche Zeitdauer, so findet man folgende Verhältnisse:

1) Nährlösung abfiltriert, ohne zu dekantieren.

Kulturen in ruhender Luft, 53 Tage alt.

Nr. 2.	50 ccm Nährlösung,	5 % Dextrose	0,1 % KH_2PO_4	37,2 mg Trockensubst.	
Nr. 4.	50 „ „	5 % „	0,4 % „	34 „ „	berechnet

Durchlüftete Kulturen.

Nr. 1.	100 ccm Nährlösung,	5 % Dextrose	0,1 % KH_2PO_4	106,2 mg Trockensubst.	
Nr. 5.	100 „ „	7 % „	0,5 % „	73,2 „ „	be-
Nr. 3.	100 „ „	5 % „	1 % „	55,9 „ „	rechnet

Die Zahlen gelten natürlich nur unter der Voraussetzung, daß die Bildung der Trockensubstanz der Zeitdauer proportional sei. Diese Annahme ist aber erst durch den Versuch zu bestätigen.

Aus den oben angeführten, allerdings wenig zahlreichen Versuchen ergeben sich folgende Tatsachen:

Aspergillus niger und *Penicillium glaucum* sind beide zur Bindung des molekularen Stickstoffes befähigt, allerdings nur in sehr geringem Grade. Im Gegensatz zu Puriewitsch[1]) und in (teilweiser) Übereinstimmung mit Saida[2]) ist Wachstum und Stickstoffassimilation auch dann beobachtet worden, wenn gebundener Stickstoff in der Nährlösung fehlte.

Die im großen und ganzen doch nur kümmerliche Entwicklung der Mycelien in N-freien Nährlösungen, wie auch der Umstand, daß die Fähigkeit, den atmosphärischen Stickstoff zu binden, nur in sehr geringem Maße vorhanden ist, legen den Gedanken nahe, es handle sich hier um einen Notbehelf der beiden Organismen: Wenn kein gebundener Stickstoff vorhanden ist, verstehen sie es, sich auch mit molekularem Stickstoff zu behelfen.

Das sehr viel bessere Gedeihen der beiden Schimmelpilze in durchlüfteten Kulturen ist, wie schon erwähnt, z. T. jedenfalls daraus zu erklären, daß die Nährlösungen trotz der Vorlagen sehr geringe Mengen von Stickstoffverbindungen aus der Luft absorbieren. Daneben mag aber auch die viel ausgiebigere Sauerstoff-Versorgung eine nicht unbedeutende Rolle spielen. Die Pilze bedürfen zur Festlegung des sehr inaktiven molekularen Stickstoffes natürlich mehr Energie, als zur Assimilation von Stickstoff-Verbindungen. In durchlüfteten Kulturen ist aber, im Gegensatz zu den nichtdurchlüfteten, der ungehinderte Sauerstoffzutritt zu allen Teilen des Mycels möglich, wodurch die Atmung, d. h. die Beschaffung von Energie, eine wesentlich ausgiebigere sein dürfte.

---

1) Puriewitsch, a. a. O., S. 342.

2) Saida, a. a. O., S. 107.

Ob der atmosphärische Stickstoff auch dann assimiliert wird, wenn das Substrat ausreichende Mengen von Stickstoffverbindungen enthält, habe ich nicht untersucht. Angesichts der offenbaren Schwierigkeit, den molekularen Stickstoff zu binden, ist a priori nicht einzusehen, warum die beiden Schimmelpilze sich mit dem gebundenen Stickstoff nicht begnügen sollten[1]. Bei Darbietung von kleinen Dosen von Stickstoffverbindungen hat Saida[2] u. a. für *Aspergillus niger*, Puriewitsch[3] für *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* Stickstoff-Anreicherung gefunden.

B. Die *Phoma*-Arten.

Um das verschiedene Verhalten der einzelnen *Phoma*-Arten bei der Kultur in N-freien Nährlösungen zu charakterisieren, finden sich in Tabelle VIII eine Reihe von Parallelkulturen zusammengestellt.

Tabelle VIII. Nährlösung.

100 ccm NH_3-freies dest. Wasser.

Dextrose 7%	$MgCO_3$ 0,01%
KH_2PO_4 0,5%	NaCl } Spuren
$MgSO_4$ 0,01	$FeSO_4$ } Spuren

Kulturzeit 28 Tage.

Von Stickstoffverbindungen freie Luft in ununterbrochenem, langsamem Strom durchgeleitet.

Nr. 1. *Phoma radicis Oxycocci*,
„ 2. „ „ *Andromedae*,
„ 3. „ „ *Vaccinii*,
„ 4. „ „ *Tetralicis*,
„ 5. „ „ *Ericae*,
„ 6x. Kontrollversuch, vor dem Sterilisieren geimpft.

Resultate.

Kontrollversuch Nr. 6x = 0,5616 mg N (18).

	Nr. 1 (13)	Nr. 2 (14)	Nr. 3[4] (15)
Trockengew. des Mycels	87,2 mg	41,3 mg	21,6 mg
N-Gehalt des Mycels	1,2636 mg = 1,45%	0,9828 mg = 2,38%	0,4914 mg = 2,27%
N- „ der Nährlösg.	14,6016 „	6,8796 „	15,7248 „
Gesamtgehalt an N	15,8652 mg	7,8624 mg	16,2162 mg
N-Gehalt d. Kontrollvers.	0,5616 „	0,5616 „	0,5616 „
N-Gewinn	15,3036 mg	7,3008	15,6546 mg
Verarbeitete Dextrose	846,4 mg	668,5 mg	707 mg
N-Gew. f. 1 g verarb. Dext.	18,08 „	10,92 „	22,14 „

1) Saida, a. a. O. S. 108.
2) Saida, a. a. O. S. 112.
3) Puriewitsch, a. a. O. S. 344.
4) Etwas durch Bakterien verunreinigt.

	Nr. 4 (16)	Nr. 5 (17)
Trockengewicht des Mycels	177,2 mg[1]	324,6 mg[1]
N-Gehalt des Mycels	0,7020 mg = 0,4 %	1,3338 mg = 0,41 %
N-Gehalt der Nährlösung	3,7908 „	1,5444 „
Gesamtgehalt an N	4,4928 mg	2,8782 mg
N-Gehalt des Kontrollversuches	0,5616 „	0,5616 „
N-Gewinn	3,9312 mg	2,3166 mg
Verarbeitete Dextrose	1009,6 mg	1065,5 mg
N-Gewinn pro 1 g verarbeit. Dextrose	3,99 „	2,17 „

Die einzelnen *Phoma*-Arten entwickeln sich in der angegebenen N-freien Nährlösung so ungleich, daß die Verschiedenheit der Spezies — mit zwei Ausnahmen — mit bloßem Auge leicht erkennbar ist. *Phoma rad. Oxycocci* (1) und *Phoma rad. Tetralicis* (4) bilden schon nach 3 Wochen dichte, schwarze, gallertige Watten; doch weist die erstere Art sehr zahlreiche, letztere relativ wenig oder auch gar keine Pykniden auf. *Phoma rad. Tetralicis* (4) ist überdies viel stärker gallertig, als die anderen Arten.

Phoma rad. Andromedae (2) und *Phoma rad. Vacc.* (3) bilden ein bedeutend schwächeres, hellbraunes Mycel, das ganz submers bleibt, aber eine große Zahl von Pykniden aufweist. Diese beiden Arten lassen sich unter den gegebenen Kulturbedingungen makroskopisch nicht voneinander unterscheiden.

Phoma rad. Ericae (5) endlich bildet einen hellbraunen Mycelschleier, in welchem sehr zahlreiche, schwarzbraune Knötchen eingelagert sind, die sich bei mikroskopischer Untersuchung als lose Conglomerate von Pykniden herausstellen.

Phoma rad. Tetralicis (4) und *Phoma rad. Ericae* (5) scheinen übrigens unter den gegebenen Bedingungen und in der gegebenen Kulturzeit (4 Wochen) die Sporen nicht ausreifen zu können (vgl. S. 368).

Der Tabelle VIII entnehmen wir folgende Ergebnisse:

1. Alle 5 *Phoma*-Arten gedeihen in N-freier Nährlösung, doch bestehen bezüglich der Bildung von Trockensubstanz sehr bedeutende Unterschiede[2]).

---

1) Trockengewicht etwas zu hoch, da leider nicht alle Dextrose ausgewaschen worden war.

2) Das Trockengewicht von *Ph. rad. Vacc.* (3) ist abnormal niedrig, da sonst in 4 Wochen 70—90 mg Trockensubstanz erzielt werden. Die Ursache ist jedenfalls in der geringen bakt. Verunreinigung zu suchen, gegen welche der Pilz, wie die übrigen *Phoma*-Arten, sehr empfindlich ist.

2. Je höher das Trockengewicht ist, umso niedriger fällt im allgemeinen sein prozentualer Stickstoffgehalt aus.

3. Die Menge des gesamten assimilierten Stickstoffes ist unabhängig von der gebildeten Trockensubstanz. Die beiden *Phoma*-Arten, die das höchste Trockengewicht aufweisen, haben am wenigsten Stickstoff gebunden.

4. Der assimilierte Stickstoff ist stets nur zum kleinsten Teil im Mycel enthalten; der Hauptertrag findet sich in der Nährlösung.

5. Der absolute Stickstoffgewinn ist, wie der Dextroseverbrauch, nur gering.

Nach den in Tabelle VIII zusammengestellten Ergebnissen kann ich der Ansicht von J. Vogel[1]) und B. Heinze[2]) nur beistimmen, daß von der Üppigkeit des Wachstums in N-freien Nährlösungen nicht ohne weiteres auf die stickstoffbindende Energie des betreffenden Organismus geschlossen werden darf.

Der im allgemeinen sehr niedrige Stickstoffgehalt der Mycelien und der relativ große Stickstoffreichtum der Nährlösungen rührt davon her, daß die sehr kleinen Pyknosporen das Filter passieren und in die Nährlösung übertreten[3]). Dadurch wird natürlich das Mycel seiner stickstoffreichsten Teile beraubt. Denn wie bei *Azotobacter*[4]), wird auch bei den untersuchten Pilzen der assimilierte Stickstoff lediglich im Körper des Organismus festgelegt. Wenn daher der Stickstoffgehalt in Prozenten des Trockengewichtes ausgedrückt werden soll, so ist der gesamte gebundene Stickstoff in Betracht zu ziehen. Dann ergeben sich sogar noch wesentlich höhere Zahlen, als bei den Bakterien. Bei *Azotobacter* beträgt der Stickstoffgehalt 10—12% des Trockengewichtes, bei *Phoma rad. Andromedae* und *Phoma rad. Oxycocci* unter den gegebenen Bedingungen 17 und 18%.

In Tabelle IX (S. 388) finden wir die untersuchten Pilze mit einigen der stickstoffbindenden Bakterien zusammengestellt.

Ein Blick auf die fünfte Zahlenreihe der Tabelle IX ergibt die große Überlegenheit von *Clostridium Pastorianum* und *Azotobacter*

1) J. Vogel, Centralbl. f. Bakt. 1906, II. Abt., Bd. 15, S. 175.

2) B. Heinze, Annales Mycologici. 1906, Bd. 4, S. 52.

3) Ch. Ternetz, a. a. O., S. 272.

4) Gerlach und Vogel, Centralbl. f. Bakt., 1902, II. Abt., Bd. 9.

5) B. Heinze, a. a. O., S. 60.

chroococcum bezüglich der Fähigkeit, den atmosphärischen Stickstoff zu binden. *Clostridium Americanum* dagegen nähert sich in dieser Beziehung ganz der *Phoma rad. Andromedae*, die unter den untersuchten Arten punkto Stickstoffbindung etwa die Mitte hält.

Tabelle IX.

Name des assimilierenden Organismus	1. Dauer des Versuches	2. Gebotene Dextrose	3.	4. Verarbeit. Dextr.	5. N-Gewinn	6. Ass. N pro 1 g verarb. Dextr.	Bemerkungen
	Tage	g	%	g	mg	mg	
Clostrid. Pastorianum[1])	20	40	4	40	53,6	1,34	
" " [1])	20	20	2	20	24,4	1,22	
Clostrid. Americ.[2]) . . .	30	1,25	0,25	1,25	4,6	3,7	
" " [2]) . . .	30	5	1	3,01	8,2	3,01	
Azotobacter chrooc.[3]) . .	35	5	0,5	5	42,7	8,56	Mittel aus 2 Best.
" " [3]) . .	35	12	1,2	12	127,9	10,66	
Aspergillus niger[4]) . . .	28	7	7	1,1	1,9	1,71	
Penicillium glauc.[4]) . .	28	7	7	0,7	2,8	3,8	
Phoma rad. Oxyc.[5]) . .	28	7	7	0,85	15,3	18,08	
Phoma rad. Andr.[5]) . .	28	7	7	0,67	7,3	10,92	
Phoma rad. Vacc.[5]) . .	28	7	7	0,71	15,7	22,14	nicht ganz bakterienfrei
Phoma rad. Tetr.[5]) . .	28	7	7	1	4	3,99	
Phoma rad. Ericae[5]) .	28	7	7	1,1	2,3	2,17	

Betrachten wir aber das Verhältnis des assimilierten Stickstoffes zur verarbeiteten Dextrose, wofür sich der zahlenmäßige Ausdruck jeweilen in der sechsten Kolonne findet, so ändert sich die Sachlage sehr wesentlich: Drei von den untersuchten *Phoma*-Arten stehen obenan, dann folgt erst *Azotobacter chroococcum*, während *Clostridium Pastorianum* am Ende der Reihe steht, also sogar noch hinter den Schimmelpilzen zurückbleibt.

Die untersuchten Pilze arbeiten demnach weit weniger energisch, als die typischen Stickstoffsammler, *Clostridium Pastorianum* und *Azotobacter chroococcum*, während sie dem *Clostrid. Americanum* zum Teil überlegen sind.

---

1) Winogradsky, Centralbl. f. Bakt., 1902, II. Abt., Bd. 9, S. 53 u. 54.

2) H. Pringsheim, Centralbl. f. Bakt., 1906, II. Abt., Bd. 16, S. 795.

3) Gerlach u. Vogel, Centralbl. f. Bakt., 1902, II. Abt., Bd. 9, S. 818.

4) Vgl. Tabelle VII dieser Arbeit.

5) Vgl. Tabelle VIII dieser Arbeit.

Von den drei angeführten Bakterien arbeitet *Azotobacter chroococcum* weitaus am ökonomischsten; doch steht ihm in dieser Beziehung eine der fünf *Phoma*-Arten gleich und zwei weitere übertreffen ihn sogar ganz bedeutend. Am ungünstigsten stellt sich das Verhältnis des assimilierten Stickstoffes zur verarbeiteten Dextrose bei *Clostridium Pastorianum*, was ohne Zweifel mit der streng anaëroben Lebensweise dieses Bakteriums zusammenhängt. Alle übrigen in Tabelle IX angeführten Organismen, auch *Clostr. Americanum*, wachsen aërob, verstehen es also, den Sauerstoff der Luft als Energiequelle zu benutzen. *Clostr. Past.* dagegen schöpft die zur Stickstoff-Assimilation erforderliche Energie einzig aus der Spaltung des gebotenen Zuckers. Es ist daher erklärlich, daß dieses anaërobe Bakterium bei der Festlegung von 53,6 mg Stickstoff 40 g Dextrose verarbeitet, während *Azotob. chrooc.* zur Bindung von 128 mg Stickstoff mit 12 g Dextrose auskommt. *Azotobacter* deckt eben seinen Energiebedarf z. T. durch die Sauerstoff-Atmung, was natürlich eine entsprechende Ersparnis an Zucker bedeutet.

Noch ökonomischer in bezug auf den Zuckerverbrauch als *Azotob. chrooc.* arbeitet ein anderer, ebenfalls streng aërober Organismus, der *Bacillus radicicola*. Nach den schönen Untersuchungen von Mazé[1]) assimilieren die Knöllchenbakterien in Reinkulturen auf festem Substrat und bei Darbietung von ca. 3,5 g Saccharose in 15 Tagen durchschnittlich 44 mg Stickstoff[2]). In Nährlösungen werden pro 1 g verarbeiteter Saccharose im günstigsten Fall 11,6 mg Stickstoff gebunden[3]). Allerdings muß dabei betont werden, daß die Verbrennungswärme des Rohrzuckers größer ist, als die des Traubenzuckers, ferner, daß Mazé der Nährlösung Eiweiß zugesetzt hat, das vermutlich kohlehydrat-sparend wirkte. Aber auch im Vergleich mit diesem sparsamsten unter den stickstoffbindenden Bakterien behaupten zwei der Pyknidenpilze den Vorrang: *Phoma rad. Oxyc.* assimiliert 18 mg, *Phoma rad. Vacc.* sogar 22 mg[4]) Stickstoff pro 1 g verarbeiteter Dextrose.

---

1. M. Mazé, Fixation de l'azote libre par le bazille des nodosités des légumineuses. Ann. de l'Inst. Pasteur, 1897, t. 11, p. 44. Derselbe, Les microbes des nodosités des légumineuses. Ann. de l'Inst. Pasteur, 1898, t. 12, p. 1, 128.

2) Mittel aus Experiment I u. II, Mazé a. a. O., 1897, p. 48 u. 49.

3) Nach Mazé a. a. O., 1898, p. 7, berechnet.

4) Der durch *Phoma rad. Vacc.* erzielte hohe N-Gehalt ist möglicherweise unter Mithilfe von Bakterien zustande gekommen; die bez. Zahlen sind also mit Vorbehalt aufzufassen. Daß aber *Phoma rad. Vacc.* tatsächlich zu relativ hoher N-Bindung befähigt ist, beweisen die später (S. 391) zu besprechenden einwandfreien Versuche.

Die relativ günstige Stellung der *Phoma*-Arten und der Schimmelpilze in Kolonne 6, Tabelle IX erklärt sich aus dem sehr geringen Dextroseverbrauch (Tabelle IX, Kolonne 4). Von den in der Nährlösung enthaltenen 7 g Dextrose werden nur 9—15 % verarbeitet, während die Bakterien im günstigsten Fall 60—68 % *(Clostr. Amer., Bacill. rad.)*, meistens aber die gesamte zur Verfügung stehende Zuckermenge zersetzen. Dieses verschiedene Verhalten erklärt sich leicht aus dem Umstande, daß die Pilze, im Gegensatz zu den Bakterien, die Dextrose nicht vergären.

Nun wird man aber mit Recht fragen, warum denn den Pilzen in den Nährlösungen überhaupt so viel Zucker geboten wurde, da sie doch offenbar sehr haushälterisch damit umgehen. Der Grund hierfür liegt in dem Umstand, daß die Dextrosekonzentration den absoluten Stickstoffgewinn wesentlich beeinflußt. Als Beweis diene Tabelle X.

Tabelle X. **Nährlösung.**

100 ccm NH_3-freies dest. Wasser.

Dextrose	2, 4, 6, 8, 10 %	$CaCO_3$	0,01 %
KH_2PO_4	0,5 %	$NaCl$	Spuren
$MgSO_4$	0,01 %	$FeSO_4$	Spuren

Kulturzeit 28 Tage.

Von N-Verbindungen freie Luft in langsamem Strom durchgeleitet.

Nr. 1.	*Phoma rad. Oxycocci*	2 % Dextrose	
„ 2.	„ „ „	4 „ „	Resultate wertlos, da nicht alle Dextrose aus dem Mycel gewaschen wurde.
„ 3.	„ „ „	6 „ „	
„ 4.	„ „ „	8 „ „	
„ 5.	„ „ „	10 „ „	
„ 6 x.	„ „ „	5 „ „	vor dem Sterilisieren geimpft.

Resultate.

Kontrollversuch 6 x = 1,6848 mg N (19)

	Nr. 1 (20)	Nr. 4 (21)	Nr. 5 (22)
Trockengew. des Mycels	30 mg	74,2 mg	79 mg
N-Gehalt des Mycels . .	0,3510 mg = 1,17 %	1,4742 mg = 1,99 %	1,8954 mg = 2,4 %
N-Gehalt der Nährlösg.	5,0544 „	13,8996 „	8,3117 „
Gesamtgehalt an N . .	5,4054 mg	15,3738 mg	10,2071 mg
N-Geh. d. Kontrollvers.	1,6848 „	1,6848 „	1,6848 „
N-Gewinn	3,7206 mg	13,6890 mg	8,5223 mg
Verarbeitete Dextrose .	181 mg	845,6 mg	720 mg
N-Gew. f. 1 g verarb. Dext.	20,55 „	16,2 „	11,83 „

Von den fünf in Tabelle X angeführten Parallelkulturen trat die rascheste Entwicklung ein bei Nr. 3 (6 % Dextrose), die langsamste bei Nr. 5 (10 % Dextrose). Nach 3 Wochen aber hatte eine Verschiebung stattgefunden in dem Sinne, daß mit zunehmendem Zuckergehalt auch die Mycelmasse mächtiger geworden war. Die Kulturen Nr. 1 und

Nr. 2 (2 und 4% Dextrose) blieben ganz submers; in den übrigen bildete sich trotz der Durchlüftung Oberflächenmycel und zwar um so mehr, je höher die Dextrosekonzentration war. Pyknidenbildung trat besonders reichlich bei Nr. 4 (6% Dextrose) und Nr. 5 (8% Dextrose) ein.

Der Tabelle X entnehmen wir folgende Tatsachen:

1. Die Bildung von Trockensubstanz nimmt, ceteris paribus und innerhalb der gegebenen Grenzen mit steigender Dextrosekonzentration zu.

2. Die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes erreicht bei ca. 8% Dextrose ihr absolutes Maximum[1]).

3. Das relative Maximum der Stickstoffbindung fällt mit dem niedrigsten Dextrosegehalt zusammen. Je weniger Zucker dem Pilz geboten wird, um so haushälterischer geht er damit um.

Daß solche Versuchsreihen zuweilen auch von den obigen abweichende Ergebnisse zutage fördern können, liegt auf der Hand. Bei geringerem Phosphatgehalt z. B. verschiebt sich die optimale Konzentration der Dextrose nach oben (10%). Auch die individuellen Schwankungen sind manchmal recht fühlbar, wie aus Tabelle XI hervorgeht.

Tabelle XI. Nährlösung.

100 ccm NH_3-freies dest. Wasser.

Dextrose	5%	$CaCO_3$	0,01%
KH_2PO_4	0,1%	NaCl	Spuren
$MgSO_4$	0,5%	$FeSO_4$	Spuren

Kulturzeit 28 Tage.

Von N-Verbindungen befreite Luft in langsamem Strom durchgeleitet.

Nr. 1. *Phoma rad. Vaccinii*
„ 1a. „ „ „
„ 1x. Kontrollversuch, vor dem Sterilisieren geimpft.

Resultate.

Kontrollversuch 1x während des Durchlüftens verunglückt. Es wird daher der höchste bisher in einem Kontrollversuch gefundene N-Gehalt in Abzug gebracht.

	Nr. 1 (23)	Nr. 1a (24)
Trockengewicht des Mycels	97,5 mg	104,2 mg
N-Gehalt des Mycels	0,5616 mg = 0,6%	0,6318 mg = 0,6%
N-Gehalt der Nährlösung	10,8280 „	8,0200 „
Gesamtgehalt an N	11,3896 mg	8,6518 mg
N-Gehalt des Kontrollversuches	1,6848 „	1,6848 „
	9,7048 mg	6,9650 mg
Dextroseverbrauch	—	464 mg
Assim. N pro 1 g verarbeit. Dextrose	—	15 „

1) Die Kulturen Nr. 2 und Nr. 4 hatten bedeutend weniger N gebunden.

Die Stickstoff-Assimilation ist also verhältnismäßig recht beträchtlich, sodaß der in Tabelle VIII verzeichnete Ertrag von 15,6 mg N angesichts der höheren Dextrosekonzentration der Nährlösung möglicherweise doch durch den Pilz allein, ohne Mithilfe der geringen bakteriellen Verunreinigung erzielt worden ist. Nach allen bisher gemachten Erfahrungen ist *Phoma rad. vaccinii* diejenige Art, die den Stickstoff am energischsten assimiliert. Bei einer Dextrosekonzentration von 5 % vermag der am genauesten untersuchte Pyknidenpilz, *Phoma rad. Oxycocci*, in 28 Tagen bloß etwa 4 mg Stickstoff zu binden, während *Phoma radicis Vaccinii* in derselben Zeit durchschnittlich 8 mg fixiert.

Es erübrigt nun noch zu untersuchen, ob eine geringe Zugabe von gebundenem Stickstoff zu der Nährlösung die Entwicklung der Pilze und die Bindung des Luftstickstoffes beeinflußt.

Um diese Frage zu lösen, wurde der N-freien Nährflüssigkeit noch eine bestimmte Menge Rhododendronblätter-Dekokt zugesetzt. Die Ergebnisse dieses Versuches finden sich in Tabelle XII zusammengestellt.

Tabelle XII. Nährlösung.

50 ccm NH_4-freies dest. Wasser. 50 ccm Rhododendronblätter-Dekokt.

Dextrose 7 %	$MgCO_3$ 0,01 %	
KH_2PO_4 0,5 %	NaCl	Spuren
$MgSO_4$ 0,01 %	$FeSO_4$	

Kulturzeit 28 Tage.

Von N-Verbindungen freie Luft in langsamem Strome durchgeleitet.

Nr. 1. *Phoma rad. Oxycocci*,
„ 2. *Phoma rad. Vaccinii*,
„ 3a. Kontrollversuch, vor dem Sterilisieren geimpft.

Resultate.

Kontrollversuch Nr. 3x = 1,9374 mg N (25).

	Nr. 1 (26)	Nr. 2 (27)
Trockengewicht des Mycels	105,5 mg	74,2 mg
N-Gehalt des Mycels	1,5865 mg = 1,5 %	1,1653 mg = 1,6 %
N-Gehalt der Nährlösung	6,6268 „	3,0326 „
Gesamtgehalt an N	8,2133 mg	4,1979 mg
N-Gehalt des Kontrollversuches . . .	1,9374 „	1,9374 „
N-Gewinn	6,2759 mg	2,2605 mg
Dextroseverbrauch	872 mg	980,8 mg
Assim. N pro 1 g verarbeit. Dextrose .	7,2 „	2,3 „

Aus Tabelle XII entnehmen wir, daß der Zusatz von kleinen Stickstoffmengen in Form von Rhododendronblätter-Dekokt die

beiden *Phoma*-Arten entschieden ungünstig beeinflußt: Die Stickstoff-Assimilation wird wesentlich herabgedrückt und der Zuckerverbrauch gesteigert (vgl. Tabelle VIII).

Damit ist natürlich nicht gesagt, daß Stickstoff-Verbindungen in anderer Form nicht doch eine Steigerung der Stickstoff-Assimilation bewirken können.

Wenden wir uns noch kurz zur Besprechung der anaëroben Kulturen. Sie wurden mit Pyknidenpilzen ausgeführt, lediglich um zu ermitteln, ob sich die Bindung von molekularem Stickstoff auf diese Weise steigern lasse, und ob dabei die Zuckerarten vergoren würden.

Die ersten Versuche wurden derart angestellt, daß durch die Kulturen statt eines Luftstromes ein Strom von Stickstoff strich. Der Stickstoff war nach der von Harcourt und Lupton[1]) angegebenen Methode hergestellt worden. Die Pilze entwickelten sich außerordentlich üppig; doch dürfen die Resultate nicht verwertet werden, da eine Nachprüfung des Gasometerinhaltes nach dem Liebigschen Verfahren[2]) noch Beimengungen von Sauerstoff ergab. Bei den späteren Versuchen kamen die Kulturen unter große Glocken, die dem Rezipiententisch einer Wasserstrahlpumpe luftdicht aufsaßen und deren Sauerstoffgehalt durch Pyrogallol in alkal. Lösung absorbiert wurde.

Die Versuchsanordnung ergibt sich aus umstehender schematischer Zeichnung (Fig. 6).

Unter der dem Rezipiententisch luftdicht aufsitzenden Glocke befinden sich zwei Kulturen *(AA)* und ein Gefäß mit einer abgemessenen wässerigen Lösung von Pyrogallol *(B)*. Die Glocke ist oben mittels eines durchbohrten Gummistopfens verschlossen, durch den ein Glasrohr in die Pyrogallol-Lösung hinabführt. Dieses Glasrohr ist oberhalb der Glocke rechtwinklig umgebogen und durch ein Gummistück mit einem zweiten Glasrohr verbunden, das bis auf den Grund eines mit KOH-Lösung gefüllten Zylinders *(C)* eintaucht. Der Zylinder ist graduiert und enthält etwas mehr KOH-Lösung, als der Pyrogallol-Lösung in der Glocke entspricht. — Der Rezipiententisch ist einerseits mit der Wasserstrahlpumpe, anderseits mit zwei Halbliter-Erlenmeyerkolben verbunden, von denen der eine *(B)* wässerige Pyrogallol-Lösung, der andere *(C)* eine entsprechende Menge Kalilauge enthält. Die beiden Erlenmeyerkolben sind mit doppelt durchbohrten Korken verschlossen, durch die je eine lange und eine kurze Glasröhre führen. Die beiden langen Röhren sind durch einen Kautschukschlauch verbunden. Sämtliche Verschlüsse werden mit einem Gemisch von gelbem Wachs und Kolophonium zugegossen.

---

1) Harcourt and Lupton, Referat. Arch. d. Pharmacie, 3. Reihe, Bd. 11, S. 453. Original: The Chicago Pharmacist, 1876, Vol. IX, Nr. 6, S. 196.

2) Fresenius, Quantitative chem. Analyse II, S. 770 ff.

Nun schließt man den Hahn 2 des Rezipienten, sowie den Quetschhahn 3 und evakuiert mit der Pumpe durch den geöffneten Hahn 1 bis auf $^1/_{10}$ Atmosphäre (Manometer in die Pumpe eingeschaltet), um die in der Nährlösung und in den Kolben eingeschlossene Luft auszutreiben. Dann wird Hahn 1 geschlossen und Quetschhahn 3 geöffnet, wodurch natürlich die Kalilauge des Zylinders C in die Pyrogallollösung überfließt. Wenn soviel Lauge übergetreten ist, als der Pyrogallollösung unter der Glocke entspricht, wird Quetschhahn 3 geschlossen und Hahn 2 des Rezipiententisches ein wenig geöffnet. Der Luftdruck treibt nun die Kalilauge des Kolbens C langsam in den mit Pyrogallol beschickten Kolben B und sämtliche Luft, die in die Glocke eintritt, muß durch diese nun alkalische, d. h. absorptionsfähige Pyrogallol-Lösung streichen.

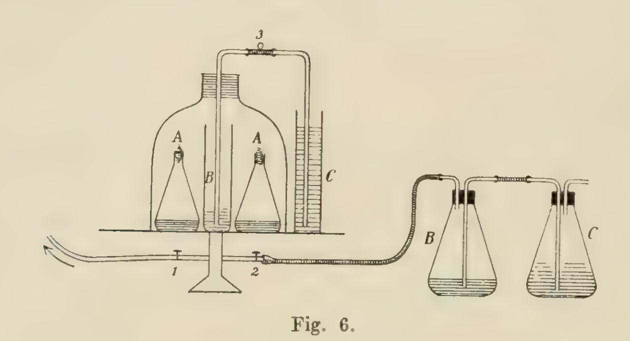


Fig. 6.

Dem angegebenen Versuch liegen folgende Berechnungen zugrunde: Nach Hempel[1]) ist der zulässige Absorptionswert[2]) eines Gemisches von 5 g Pyrogallol in 15 ccm Wasser + 120 g KOH in 80 ccm Wasser = 2—2¼ Volumen, d. h. 1 ccm der obigen Pyrogallol-Lösung absorbiert 2—2¼ ccm Sauerstoff, bei Temperaturen von nicht unter 15° C.

Inhalt der Glocke 4500 ccm, darin 21 Vol.-% O = 945 ccm. Um diese zu absorbieren, sind 472,2 ccm der von Hempel angegebenen Mischung notwendig. Es werden verwendet: 50 ccm Pyrogallol-Lösung, worin 17 g Pyrogallol und 450 ccm 60%-ige Kalilauge, zusammen also 500 ccm.

Die auf $^1/_{10}$ Atmosphäre evakuierte Glocke enthält 450 ccm Luft mit 94,5 ccm Sauerstoff. Zur Absorption sind also erforderlich 47,25 ccm des Pyrogallol-Gemisches. Es werden 95 ccm verwendet (15 ccm Pyrogallol + 80 ccm KOH). Der Rest wird auf die beiden Erlenmeyerkolben verteilt: B erhält 35 ccm Pyrogallol-Lösung, C 370 ccm Kalilauge.

An Stelle des absorbierten Sauerstoffes treten bei Atmosphärendruck natürlich 945 ccm Stickstoff, die in rund 1200 ccm Luft enthalten sind. Damit werden dem Pyrogallol weitere 252 ccm Sauerstoff zugeführt, also im ganzen 945 + 252 = 1197 ccm. Unter Annahme des äußersten zulässigen Absorptionswertes von 2¼ Vol. absorbieren die gebotenen 500 ccm Pyrogallol aber nur 1125 ccm N. Der Versuch ist also nicht einwandfrei und es läßt sich daraus mit Sicherheit nur auf sehr geringes Sauerstoff-

1) W. Hempel, Gasanalytische Methoden. 3. Aufl., 1900.

2) Zulässiger Absorptionswert = der vierte Teil des empirisch bestimmten Wertes.

bedürfnis, nicht aber auf vollständige Anaërobiose schließen, trotzdem der Stickstoff in der Glocke etwas niedriger als Atmosphärendruck (ca 700 mm Hg) gehalten wurde und der empirisch gefundene Absorptionswert das Vierfache des den Berechnungen zugrunde gelegten theoretischen Wertes beträgt.

Derartige nichtdurchlüftete „anaërobe" Kulturen wurden nur in geringer Zahl angelegt, da sich schon bei den ersten Versuchen herausstellte, wie unvergleichlich viel besser die Pilze bei Sauerstoffzutritt gedeihen. So bildete z. B. *Phoma radicis Oxyc.* in 8 Wochen bloß ca. 40—50 mg Trockensubstanz, während bei Luftzutritt das Trockengewicht 125 mg erreichte. *Phoma rad. Vacc.* wächst noch langsamer, vermag aber Pykniden zu bilden, was bei *Phoma rad. Oxyc.* nicht der Fall ist. Die Stickstoffbindung in den „anaëroben" Kulturen war eine äußerst geringe. Gärung trat niemals ein. Das gebotene $CaCO_3$ blieb unverändert.

C. Zusammenfassung.

Von den Wurzeln fünf verschiedener Ericaceen sind fünf Pyknidenpilze isoliert und in dieser Arbeit als vorläufige neue Arten unter folgenden Namen angeführt worden: *Phoma radicis Oxycocci, Ph. radicis Andromedae, Ph. radicis Vaccinii, Ph. radicis Tetralicis, Ph. radicis Ericae.*

Sämtliche fünf *Phoma*-Arten binden den atmosphärischen Stickstoff, jedoch in sehr verschiedenem Grade.

Die höchste Assimilationskraft besitzen *Phoma radicis Vaccinii, Ph. radicis Oxycocci* und *Ph. radicis Andromedae.*

Diese drei Arten arbeiten zwar weit weniger energisch, als die meisten stickstoffbindenden Bakterien, dafür aber viel ökonomischer: für 1 g verarbeiteter Dextrose werden 22, bezw. 18 und 11 mg Stickstoff fixiert. Von allen bekannten stickstoffbindenden Organismen liefern sie also den höchsten relativen Stickstoff-Gewinn.

Aspergillus niger und *Penicillium glaucum* sind ebenfalls zur Assimilation des freien Stickstoffes befähigt, jedoch nur in sehr geringem Grade. Sie stehen ungefähr auf gleicher Stufe mit den beiden übrigen *Phoma*-Arten: *Ph. radicis Tetralicis* und *Ph. radicis Ericae.*

Keiner der untersuchten Pilze bedarf zu seiner Entwicklung des gebundenen Stickstoffes.

V. Analytische Belege.

1. Die chemischen Methoden.

Wie aus dem vorhergehenden Abschnitt ersichtlich ist, sind die von den untersuchten Pilzen gebundenen Stickstoff-Mengen meist verschwindend klein im Vergleich zu dem durch Bakterientätigkeit erzielten Gewinn.

Es fragt sich nun, ob wir imstande sind, mittels der Kjeldahlschen Methode so geringe Stickstoffmengen mit genügender Sicherheit nachzuweisen. Die Ansichten gehen in dieser Beziehung bekanntlich weit auseinander.

Da aber von dieser Frage alles abhängt, habe ich die Methode der Stickstoffbestimmung nach verschiedenen Richtungen hin auf ihre Genauigkeit geprüft und schicke den zu den Tabellen gehörigen analytischen Belegen eine Besprechung des angewendeten Verfahrens und der in Betracht kommenden Fehlerquellen vorauf.

Die Stickstoffbestimmungen wurden ausnahmslos nach der in Hoppe-Seilers Phys. Chemie[1]) angegebenen Modifikation der Kjeldahlschen Methode ausgeführt. Der Verbrennung der organischen Substanz ging auf offener Flamme im Kjeldahlkolben vor sich, unter Zusatz von 20 ccm (30 ccm) H_2SO_4 konz., 1 g $CuSO_4$ und 7—10 g K_2SO_4. Flüssigkeiten wurden vor Zusatz der Salze mit 20 ccm H_2SO_4 konz. eingeengt. Nach dem Erkalten wurde die Flüssigkeit mit NH_3-freiem Wasser auf ca. 200 ccm gebracht und quantitativ in den kupfernen Destillationskolben übergeführt, dann ein Stückchen reines Zink zugesetzt, mit 80—100 ccm 40%-iger NaOH alkalisch gemacht und in die mit $^1/_{10}$ Normal-Schwefelsäure beschickte Vorlage überdestilliert. Für jede Analyse wurde der in den Reagenzien enthaltene Stickstoff durch einen blinden Versuch ermittelt und in Abzug gebracht. Bei dieser Methode sind folgende Fehlerquellen denkbar:

1. Unvollständiges Überführen des Stickstoffes der organischen Substanz in NH_3.

2. Absorption von NH_3 aus der Luft durch die Schwefelsäure und das destillierte Wasser.

3. Unvollständiges Überdestillieren des NH_3.

---

1) Hoppe-Seilers Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse. 7 Aufl., Berlin 1903.

4. Ungenaue Bestimmung des Titers der $^1/_{10}$ Normallösungen.
5. Fehler der Büretten.
6. Unscharfer Farbenumschlag des Indikators.

Die erste Fehlerquelle kommt für die vorliegende Untersuchung kaum in Betracht, da der Stickstoff der Eiweißkörper sich leicht in NH_3 überführen läßt[1]). Vorsichtshalber wurde aber nach beendigter Verbrennung und vollständiger Klärung die Flüssigkeit stets noch $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde im Sieden erhalten.

Der Absorption von NH_3 durch die Schwefelsäure konnte nicht ganz vorgebeugt werden, trotzdem die H_2SO_4, in der üblichen Säureflasche verschlossen, unter einer Glocke aufbewahrt wurde. die eine offene Schale mit Schwefelsäure enthielt. Der unvermeidliche Fehler wurde aber jeweilen durch einen blinden Versuch ermittelt und in Abzug gebracht.

Das destillierte Wasser wurde in Flaschen aufbewahrt, die mit eingeschliffenen Glasstöpseln verschlossen waren. Trotzdem ließ sich nach ein paar Tagen regelmäßig ein geringer NH_3-Gehalt nachweisen, der aber nach längerem Auskochen des Wassers wieder verschwand.

Die nachfolgenden Versuche mögen als Belege dienen:

a) Zu 100 ccm unausgekochtem dest. Wasser, 2—4 Tage in verschlossener Flasche aufbewahrt, werden 15 ccm $\frac{N}{10}$ H_2SO_4 gegeben; zurücktitriert mit 14,9 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH

$$0{,}1 \cdot 1{,}404 = 0{,}1404 \text{ mg N}.$$

100 ccm unausgekochten dest. Wassers enthalten also 0,1404 mg N, aus absorbiertem NH_3 stammend.

b) Zu 50 ccm ausgekochtem, in verschlossenem Gefäß erkaltetem Wasser (aus der gleichen Flasche, wie in Versuch a) werden 10 ccm $\frac{N}{10}$ H_2SO_4 zugesetzt; zurücktitriert mit 10 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH.

Das ausgekochte Wasser ist also NH_3-frei.

c) Zu 150 ccm frisch dest. Wasser (1^h in verschlossener Flasche aufbewahrt) werden 20 ccm $\frac{N}{10}$ H_2SO_4 zugesetzt; zurücktitriert mit 20 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH.

Das frisch destillierte Wasser ist also NH_3-frei.

Bei den Analysen wurde deshalb stets mit der Möglichkeit einer NH_3-Absorption gerechnet, indem nur ganz frisch destilliertes Wasser zur Verwendung kam und die ersten Partien des Destillates verworfen wurden. In den relativ seltenen Fällen, wo ganz frisches

1) Fresenius, Quantitative chem. Analysen. 1901, 6. Aufl., Bd. II, S. 728 f.

Wasser nicht zur Hand war, erfolgte vor Gebrauch Austreibung des etwa vorhandenen NH_3 durch längeres Auskochen.

Dem unvollständigen Überdestillieren des NH_3 wurde durch starke Übersättigung mit Lauge und durch langes Destillieren vorgebeugt. Es wurden jeweilen mindestens $^2/_3$ der im Kupferkolben enthaltenen Flüssigkeit übergetrieben[1]). Das Destillat erkaltete, hermetisch verschlossen, unter einer Glocke, die eine Schale mit Schwefelsäure enthielt.

Ganz besondere Sorgfalt wurde auf die Herstellung der titrierten Flüssigkeiten verwendet. Titriert wurde anfänglich mit $^1/_4$, später ausnahmslos mit $^1/_{10}$-Normallösungen. Schwefelsäure und Natronlauge wurden als $^1/_1$ normal von Kahlbaum bezogen, mit NH_3-freiem Wasser auf das 10fache Volumen gebracht, der Titer der Schwefelsäure mit Na_2CO_3[2]) in üblicher Weise nachgeprüft und event. korrigiert. Der Fehler betrug in der Regel 1—2 und nie mehr als 3—4 mg pro 1000 ccm, durfte also vernachlässigt werden. 1 ccm $\frac{N}{10}$ H_2SO_4 entspricht = 1,404 mg Stickstoff. Die $\frac{N}{10}$ Natronlauge wurde mit der $\frac{N}{10}$ Schwefelsäure in genaueste Übereinstimmung gebracht.

Zum Titrieren verwendete ich geeichte Geißlersche Normalbüretten, die Ringgradierung und eine das Ablesen erleichternde Vorrichtung trugen. Vor Gebrauch wurden die Büretten natürlich mit einem Gemisch von $K_2Cr_2O_7 + H_2SO_4$ konz. sorgfältig gereinigt.

Als Indikator diente eine sehr verdünnte Lösung (1 ‰) von Methylorange, das die angenehme Eigenschaft hat, auf CO_2 nicht zu reagieren. Leider ist aber der Farbenumschlag, namentlich in Rot, kein scharfer, sodaß es zur exakten Titration einiger Übung bedarf.

Deshalb stellte ich jedesmal vor dem Titrieren 2 Farbenmuster her: NH_3-freies destilliertes Wasser wurde mit einem, seiner Menge entsprechenden, Indikatorzusatz und 1—2 Tropfen $^1/_{10}$ Normalsäure resp. Lauge versehen und während des Titrierens in einem bis zum Verschluß gefüllten Kolben aufbewahrt.

Der Analyse der Pilzkulturen vorauf gingen eine Anzahl Analysen mit Asparagin, von denen 2 als Beispiel angeführt werden mögen.

---

1) Fresenius, a. a. O., II, S. 730.

2) Vor Gebrauch jedesmal bei dunkler Rotglut im Pt-Tiegel erhitzt.

a) 0,6224 g Asparagin krist. enthalten nach Berechnung 116,463 mg N = 18,710 %. Gefunden wurden nach der Kjeldahlschen Methode 18,441 %. Fehler — 0,269 %.

b) 0,7191 g Asparagin krist. ergaben nach der Kjeldahlschen Methode 18,450 % N. Fehler — 0,26 %.

Die Analysen stimmten unter sich gut überein, ergaben aber zu niedrige Resultate, was z. T. daher rühren mag, daß das Asparagin vor dem Abwägen nur im Exsikkator getrocknet wurde, also möglicherweise noch Luftfeuchtigkeit enthielt. Immerhin war das Resultat ein befriedigendes, zumal mittels der angewendeten Methode eher zu wenig als zuviel Stickstoff gefunden wurde.

Nun hat Asparagin aber einen ziemlich hohen Stickstoffgehalt und überdies waren viel ansehnlichere Quantitäten verwendet worden, als Kjeldahl empfiehlt[1]). Die ersten probeweisen Analysen der Pilzkulturen dagegen ergaben außerordentlich geringe Mengen von Stickstoff. Um festzustellen, ob auch diese sich mittels der Kjeldahlschen Methode noch nachweisen lassen, wurde folgender Versuch gemacht: 0,0600 g Asparagin wurden mit der chem. Wage abgewogen und mit NH_3-freiem Wasser zu 200 ccm gelöst. Diese 0,03 %-ige Lösung wurde hierauf in 6 Analysen untersucht, wie folgt:

1.	1 a.	50 ccm Asparaginlösung mit 15 mg Asparagin = 2,8065 mg N
	1 b.	50 „ „ „ 15 „ „ = 2,8065 „ „
2.	2 a.	10 ccm Asparaginlösung mit 3 mg Asparagin = 0,5613 mg N
	2 b.	10 „ „ „ 3 „ „ = 0,5613 „ „
3.	3 a.	5 ccm Asparaginlösung mit 1,5 mg Asparagin = 0,28065 mg N
	3 b.	5 „ „ „ 1,5 „ „ = 0,28065 „ „
4.	4 a.	Blinder Versuch mit den Reagenzien
	4 b.	„ „ „ „ „

Die Flüssigkeiten der Versuchsreihe a waren mittels Meßkolben (50 ccm) und Pipetten, die der Versuchsreihe b mit der Bürette abgemessen worden.

1 a. 50 ccm $\frac{N}{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 47,3 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH = 2,7 ccm gebund.
1 b. 50 „ „ „ „ „ 47,2 „ „ = 2,8 „ „

1. Mittel aus 2 Versuchen: 2,75 ccm gebunden.

2 a. 50 ccm $\frac{N}{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 48,9 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH = 1,1 ccm gebund.
2 b. 50 „ „ „ „ „ 48,77 „ „ = 1,23 „ „

2. Mittel aus 2 Versuchen: 1,165 ccm gebunden.

3 a. 50 ccm $\frac{N}{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 49,05 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH = 0,95 ccm gebund.
3 b. 50 „ „ „ „ „ 49,1 „ „ = 0,9 „ „

3. Mittel aus 2 Versuchen: 0,925 ccm gebunden.

1) Fresenius, II, a. a. O.

4 a. 50 ccm $\frac{N}{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 49,35 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH = 0,65 ccm gebund.
4 b. 50 „ „ „ „ „ 49,2 „ „ = 0,8 „ „ [1])

4. **Mittel aus 2 Versuchen:** 0,725 ccm **gebunden.**

1. 2,75 — 0,725 ccm = 2,025 ccm:
   2,025 • 1,404 = 2,8431 mg N statt 2,8065 mg. Fehler + 0,0366 mg.
2. 1,165 — 0,725 ccm = 0,440 ccm:
   0,44 • 1,404 = 0,6177 mg N statt 0,5613 mg. Fehler + 0,0564 mg.
3. 0,925 — 0,725 ccm = 0,2 ccm:
   0,2 • 1,404 = 2,2808 mg N statt 0,28065 mg. Fehler + 0,00015 mg.

Aus diesen Versuchen folgt, daß sich mit der Kjeldahlschen Methode auch sehr kleine Mengen von Stickstoff mit annähernder Richtigkeit bestimmen lassen. Daß aber in diesem Fall peinlich genau gearbeitet werden muß, ist wohl selbstverständlich, da schon das kleinste Versehen relativ sehr große Fehler im Gefolge hat. Absolut sind die Fehler stets kleiner, als 0,1 mg.

Eine wichtige Rolle bei den Analysen spielt der blinde Versuch, der als Korrektiv für die stattgehabte NH_3-Absorption in Abrechnung gebracht werden muß.

Nun fragt es sich aber, ob das jeweilige Ergebnis des blinden Versuches ohne weiteres als fest angenommen werden darf, oder ob Schwankungen stattfinden und innerhalb welcher Grenzen sie sich bewegen.

Diese Frage sollten vier parallele Versuche mit den Reagentien entscheiden.

20 ccm H_2SO_4 konz., 1 g $CuSO_4$, 7 g K_2SO_4 wurden wie üblich im Kjeldahlkolben erhitzt, nach dem Erkalten auf 200 ccm gebracht, quantitativ in den Kupferkolben übergeführt, ein Stückchen Zink zugesetzt, die Flüssigkeit mit 80 ccm 40%-iger NaOH alkalisch gemacht und destilliert. Die Ergebnisse waren folgende:

1. 50 ccm $\frac{N}{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 49,35 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH
2. 50 „ „ „ „ „ 49,35 „ „
3. 50 „ „ „ „ „ 49,35 „ „
4. 50 „ „ „ „ „ 49,38 „ „

In drei von den vier Fällen stimmten also die Resultate ganz überein, im vierten betrug die Abweichung 0,03 ccm der $\frac{1}{10}$ Normallösung.

Die Ergebnisse der blinden Versuche dürfen also unbedenklich verwertet werden.

---

1) Eine so große Differenz zwischen zwei aufeinanderfolgenden blinden Versuchen war sonst nie zu beobachten (vgl. diese Seite, weiter unten).

Auf Grund der angestellten Versuche glaube ich mich zu dem Schlusse berechtigt, daß sich die Kjeldahlsche Methode bei gewissenhafter Ausführung sehr wohl zur Bestimmung geringer Stickstoffmengen eignet, daß aber die gefundenen Zahlen nur Näherungswerte sind.

Die in der vorliegenden Arbeit aufgeführten Zahlen möchte ich nur in diesem Sinne aufgefaßt wissen.

Nach dieser eingehenden Erörterung der chemischen Methode wollen wir uns nun der Analyse der Pilzkulturen zuwenden.

Die in N-freien Nährlösungen gezogenen Kulturen wurden in der Regel nach 4 Wochen abgekoppelt, auf ihre Reinheit untersucht, dann mit ausgekochtem, siedendem Wasser übergossen und alle Kolben, bis auf den gerade zu untersuchenden, im Autoklav bei 120° sterilisiert. Nach dem Erkalten wurden die Kolben mit gleichzeitig sterilisierten Korkpfropfen verschlossen, mit dem schon erwähnten Gemisch von Wachs und Kolophonium zugegossen und unter einer großen Glocke neben einer Schale voll H_2SO_4 aufbewahrt.

Aus der zu untersuchenden Kultur wurde die durch heißes Wasser verdünnte Nährlösung in einen wie üblich vorbereiteten Kolben abgegossen, das Mycel wiederholt mit heißem dest. Wasser gewaschen und dekantiert. Allfällig mitgerissene Mycelflöckchen wurden ruhig in der abdekantierten Flüssigkeit belassen. Wenn etwa 200—400 ccm (je nach dem Dextrosegehalt der Nährlösung) abgegossen waren, wurde das Mycel auf ein aschenfreies Filter gebracht, das zuvor bei 100° bis zur Gewichtskonstanz getrocknet worden war. Dann wurde mit der Pumpe abgesogen und noch mit ca. 100 ccm dest. Wasser nachgewaschen. Während des Filtrierens wurde der Trichter mit einem Uhrglas bedeckt. Das Filtrat wurde der abdekantierten Flüssigkeit in der Regel beigemengt und das Ganze auf ein bestimmtes Volumen ergänzt. Der Erlenmeyerkolben war zu diesem Zweck vor Gebrauch graduiert worden.

Auf diese Weise erhielt ich einerseits die Hauptmasse des Mycels auf dem Filter, anderseits eine Art Filtrat, in dem aber kleine Mycelflöckchen nebst unzähligen Pyknosporen suspendiert waren.

Wenn das Filtrat nicht sofort untersucht werden konnte, wurde es in der oben angegebenen Weise sterilisiert, verschlossen und aufbewahrt. Auf diese Weise wurde sowohl der Absorption von

NH_3 aus der Luft, als auch der Verunreinigung durch Bakterien vorgebeugt[1]).

Das auf dem Filter aufgefangene Mycel wurde bei 100° bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und sein Gewicht bestimmt. Daß aber die erhaltene Zahl nur einen Näherungswert darstellt, ist einleuchtend, angesichts der Methode, die zur Trennung von Nährlösung und Mycel angewendet wurde. Die kleinen Mycelflöckchen, die beim Abdekantieren mitgerissen wurden, und die Sporen, die das Filter passierten, verminderten das Trockengewicht. Anderseits ließen sich die in der Nährlösung entstandenen Niederschläge (Anwesenheit von Fe, Ca und Mg neben P_2O_5), sowie das gebotene $CaCO_3$ ($MgCO_3$) mit Wasser natürlich nicht wegschaffen[2]).

Ein allfälliger Stickstoffgehalt des aschenfreien Filters, das mit dem Mycel analysiert wurde, ließ sich durch die Kjeldahlsche Methode nicht feststellen (vgl. Analyse 2).

Die Untersuchung der abdekantierten Nährlösung war sehr mühsam und zeitraubend, da der hohe Dextrosegehalt (5—10%) durch das Wachstum der Pilze nur ganz wenig vermindert worden war (S. 388). Die Nährlösungen überschäumten daher leicht und die Verbrennung beanspruchte viele Stunden. Deshalb wurde jeweilen nur in einem kleinen Bruchteil der Nährlösung der Stickstoffgehalt ermittelt und daraus der Gesamtgehalt berechnet, ein Verfahren, das nach meinen Untersuchungen über die Genauigkeit der Kjeldahlschen Methode durchaus zulässig ist.

Um das Verhältnis zwischen verarbeitetem Zucker und assimiliertem Stickstoff feststellen zu können, wie dies Winogradsky[3]) für *Clostrid. Pastorianum*, Gerlach und Vogel[4]) für *Azotobacter chroococcum*, Mazé[5]) für *Bacillus radicicola* getan haben, wurde die vom Mycel abfiltrierte Nährlösung auf ihren Zuckergehalt ge-

---

1) Die Mycelien erschweren ihrer gallertigen Beschaffenheit wegen das Filtrieren ungemein; man kann einen ganzen Tag filtrieren, und doch noch Zucker im Rückstand finden. Daß dies der Fall ist, zeigt sich aber erst beim Trocknen (d. h., wenn es zu spät ist) durch das Braunwerden des Filters. Durch das Dekantieren mit heißem Wasser hingegen bringt man die Dextrose verhältnismäßig leicht und in kurzer Zeit weg. Natürlich ist auch die Gefahr der NH_3-Absorption bei stundenlangem Filtrieren größer, als wenn der ganze Prozeß bloß $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde beansprucht.

2) Auswaschen mit verdünnten Säuren ist nach meiner Erfahrung der NH_3-Absorption wegen nicht zulässig.

3) Winogradsky, Centralbl. f. Bakt. 1902, II. Abt., Bd. 9, S. 43 ff.

4) Gerlach und Vogel, Centralbl. f. Bakt. 1902, II. Abt., Bd. 9.

5) Mazé, Ann. de l'Inst. Pasteur. 1897, Bd. 11, 1898, Bd. 12.

prüft. Zu diesem Zweck wurden dem Filtrat 25 ccm entnommen, mit Bleiessig geklärt, Pb, Fe, Mg und Ca durch Na_2CO_3 ausgefällt und das Filtrat auf ein bestimmtes Volumen ergänzt. Wo nicht viel ungelöste organische Substanz in der Nährlösung enthalten oder diese stark verdünnt war, wurde zuweilen auch nur durch ein doppeltes Filter filtriert. Je 25 ccm der so vorbereiteten Nährlösung wurden nach der gewichtsanalytischen Methode von Allihn[1]), meistens nach der Kehlhoferschen[2]) Modifikation untersucht und aus dem Ergebnis der Dextrosegehalt der gesamten abfiltrierten Nährlösung berechnet. Bei Parallelkulturen mit verschiedenem Dextrosegehalt wurden die Nährlösungen derart verdünnt, daß alle prozentualiter annähernd gleichviel Zucker und stets weniger als 1 % enthielten. Natürlich erheben aber auch die Dextrosebestimmungen keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit, da die zu den Nährlösungen verwendeten Substanzen nur mit der Handwage abgewogen wurden. Zudem nimmt die Dextrose ziemlich viel Feuchtigkeit aus der Luft auf[3]), wird also, je nach der Beschaffenheit der Luft, größeren oder geringeren Wassergehalt besitzen.

Über den Grad von Genauigkeit, den die angeführten Dextrosebestimmungen beanspruchen dürfen, geben die folgenden Versuche Aufschluß:

1. Allihnsche Methode[4]).

0,5622 g luftfeuchte Dextrose zu 100 ccm gelöst. 25 ccm fällen 306,5 mg Cu_2O = 272,16 mg Cu = 141,1 mg Dextrose. 100 ccm enthalten also 564,4 mg statt 562,2 mg. Fehler = + 2,2 mg = 0,4 %.

2. Kehlhofersche Modifikation[4]).

25 ccm einer Dextroselösung fällen 104,8 mg Cu_2O. Daraus berechnet: 93,0 mg Cu = 47,4 mg Dextrose. Nach Reduktion und Erkalten im H-Strom gewogen = 92,8 mg Cu = 47,4 mg Dextrose.

2. Zahlenbelege.

Bemerkungen. Um einer unnötigen Verschwendung der titrierten Flüssigkeiten vorzubeugen, wurden zu dem vorgelegten Volumen von $^1/_{10}$ Normalsäure stets noch 50 bis 100 ccm (je nach größerem oder geringerem Quantum der Säure) NH_3-freies dest.

1) Fresenius, a. a. O., II, S. 595.

2) G. Ambühl, Zur gewichtsanal. Zuckerbestimmung nach Fehlng-Allihn. Chemiker-Zeitung, 1897, Nr. 16.

3) Luftfeuchte Dextrose = 1,9730 g, bei 100° bis zur Gewichtskonstanz getrocknet = 1,8331 g. Wasserverlust = 0,1399 g = 7 % der luftfeuchten Dextrose.

4) Cu_2O-Ausfällung sehr gut auswaschen!

Wasser zugesetzt. — Der verschiedene N-Gehalt der blinden Versuche rührt z. T. daher, daß die konz. Schwefelsäure von verschiedenen Bezugsquellen stammt, z. T. aber daher, daß (in Übereinstimmung mit den Analysen) bald 20, bald 30 ccm H_2SO_4 zur Verbrennung im Kjeldahl-Kolben verwendet wurden. Sämtliche Zahlen, auch die Titerwerte, wurden vor der Drucklegung nochmals nachgerechnet.

1. Analyse der Nährstoffe. 4,5 g Dextrose, 0,15 g KH_2PO_4, 0,03 g $MgSO_4$, 1,5 g $CaCO_3$, ($NaCl + FeSO_4$) Spuren.

   20 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 19,8 ccm $N/_{10}$ NaOH.

   0,2 • 1,404 = 0,2808 mg N
   Blinder Vers. = 0,2808 „ „
   Nährstoffe = 0,0000 mg N.

2. Analyse der aschenfreien Filter.

   20 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 19,8 ccm $N/_{10}$ NaOH.

   0,2 • 1,404 = 0,2808 mg N
   Blinder Vers. = 0,2808 „ „
   Filter = 0,0000 mg N.

3. Mycel = 106,3 mg, 10 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 9,1 ccm $N/_{10}$ NaOH.

   0,9 • 1,404 = 1,2636 mg N
   Blinder Vers. = 0,5616 „ „
   Mycel = 0,7010 mg N.

   Nährlösung[1]): 35 ccm der auf 350 ccm gebrachten Flüssigkeit untersucht. 10 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 9,35 ccm $N/_{10}$ NaOH. 35 ccm = 0,65 • 1,404 = 0,9126 mg N — 0,5616 = 0,3510 mg N, 350 ccm = 3,5100 mg N.

   Dextrose. 50 ccm des auf 350 ccm gebrachten Filtrates werden auf 150 ccm ergänzt. 25 ccm davon fällen 175,8 mg Cu = 90 mg Dextrose. Filtrat = 7 • 6 • 90 = 3780 mg Dextrose. Verarbeitet: 5000 — 3780 mg = 1220 mg.

4. 10 ccm der auf 125 ccm gebrachten Flüssigkeit untersucht. 10 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 9,55 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,45 • 1,404 = 0,6318 mg N — 0,5616 = 0,0702 mg N[2]). 12,5 • 0,0702 = 0,8775 mg N.

5. Mycel = 37,2 mg. 16 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 15,1 ccm. 0,9 • 1,404 = 1,2636 mg N — 0,7020 = 0,5616 mg = 1,45 %.

   Nährlösung. 10 ccm der auf 150 ccm gebrachten Flüssigkeit untersucht. 12 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 11,5 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,5 • 1,404 = 0,7020 mg N — 0,7722 mg = 0. Nährlösung N-frei.

6. 10 ccm der unverdünnten Nährlösung (50 ccm) untersucht. 12 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 11,5 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,5 • 1,404 = 0,7020 mg N — 0,7722 = 0. Nährlösung N-frei.

7. Mycel = 75 mg. 20 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 18,9 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,1 • 1,404 = 1,5444 — 0,8420 = 0,7024 mg N = 0,94 %.

   Nährlösung auf 300 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 20 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 19,3 ccm. 0,7 • 1,404 = 0,9828 mg N — 0,7020 = 0,2808 mg. 300 ccm = 12 • 0,2808 = 3,3696 mg N.

---

1) Um Platz zu sparen, wird der blinde Versuch ohne besondere Nennung einfach in Abzug gebracht.

2) Fällt eigentlich in die Fehlergrenze (vgl. S. 400).

Dextrose. $^1/_{12}$ (25 ccm) der auf 300 ccm gebrachten Nährlösung zu 100 ccm ergänzt, davon fällen 25 ccm = 124 mg Cu = 63,1 mg Dextrose. Filtrat = 4 • 12 • 63,1 = 3028,8 mg Dextrose. Verarbeitet: 5000 — 3028,8 = 1971,2 mg Dextrose.

8. 25 ccm der auf 125 ccm gebrachten Nährlösung untersucht. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 49,3 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,7 • 1,404 = 0,9828 — 1,0530 = 0. Nährlösung N-frei.

9. Mycel = 17,4 mg. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitr. mit 48,95 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,05 • 1,404 = 1,4742 mg N — 1,0530 = 0,4212 mg N = 2,42 %.
Nährlösung auf 200 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 49,3 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,7 • 1,404 = 0,9828 — 1,0530 = 0. Nährlösung N-frei.
Dextrose. Von der auf 200 ccm gebrachten Nährlösung werden 50 ccm auf 100 ccm ergänzt; 25 ccm davon fällen 230,51 mg Cu = 119 mg Dextrose. Filtrat = 4 • 4 • 119 = 1904 mg Dextrose. Verarbeitet: 2500 — 1904 = 596 mg Dextrose.

10. Mycel = 7,5 mg. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 49,1 ccm. 0,9 • 1,404 = 1,2636 mg N — 1,0530 = 0,2106 mg N = 2,80 %.
Nährlösung auf 250 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 49,3 ccm. 0,7 • 1,404 = 0,9828 mg N — 1,0530 = 0. Nährlösung N-frei.
Dextrose. Von der auf 250 ccm gebrachten Nährlösung fällen 25 ccm = 401,76 mg Cu = 214,1 mg Dextrose. Nährlösung = 2141 mg Dextrose. Verarbeitet: 2500 — 2141 = 359 mg Dextrose.

11. Mycel = 48,8 mg. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitr. mit 48,55 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,45 • 1,404 = 2,0358 mg N — 0,9828 = 1,0530 mg N = 2,15 %.
Nährlösung auf 400 ccm gebracht, davon 100 ccm untersucht. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 49,15 ccm $N/_{10}$ NaOH 0,85 • 1,404 = 1,1934 mg N — 0,9828 = 0,2106 mg N. 400 ccm = 4 • 0,2106 = 0,8424 mg N.
Dextrose. 25 ccm der auf 400 ccm gebrachten Nährlösung zu 100 ccm ergänzt; 25 ccm davon fällen 180,32 mg Cu = 92,1 mg Dextrose. Nährlösung = 4 • 16 • 92,1 = 5894,4 mg Dextrose. Verarbeitet: 7000 — 5894,4 = 1105,6 mg Dextrose.

12. Mycel = 28,3 mg. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 48,3 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,7 • 1,404 = 2,3868 mg N — 0,9828 = 1,4040 mg N = 4,96 %.
Nährlösung auf 400 ccm gebracht, davon 100 ccm untersucht. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitr. mit 49 ccm. 1 • 1,404 = 1,4040 mg N — 1,0530 = 0,3510 mg N. 400 ccm = 1,4040 mg N.
Dextrose. 25 ccm der auf 400 ccm gebrachten Nährlösung zu 100 ccm ergänzt; 25 ccm davon fällen 191,2 mg Cu = 97,8 mg Dextrose. Nährlösung = 4 • 16 • 97,8 = 6259,2 mg Dextrose. Verarbeitet: 7000 — 6259,2 = 740,8 mg Dextrose.

13. Mycel = 87,2 mg. 27 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 25,05 ccm. 1,95 • 1404 = 2,7378 mg N — 1,4742 = 1,2636 mg N = 1,2636 mg N = 1,45 %.
Nährlösung auf 400 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 40 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 38,1 ccm. 1,9 • 1,404 = 2,6676 mg N — 1,7550 = 0,9126 mg N. 400 ccm = 16 • 0,9126 = 14,6016 mg N.
Dextrose. Von der auf 400 ccm gebrachten Nährlösung 50 ccm auf 100 ccm ergänzt; 25 ccm davon fällen 364 mg Cu = 192,3 mg Dextrose. Nährlösung = 4 • 8 • 192,3 = 6153,6 mg Dextrose. Verarbeitet: 7000 — 6153,6 = 846,4 mg Dextrose.

14. Mycel = 41,3 mg. 25 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 23,25 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,75 • 1,404 = 2,4570 mg N — 1,4742 = 0,9828 mg N = 2,38 %.

Nährlösung auf 350 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 30 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 28,4 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,6 • 1,404 = 2,2464 mg N — 1,7550 = 0,4914 mg N. 350 ccm = 14 • 0,4914 = 6,8796 mg N.
Dextrose. Von der auf 350 ccm gebrachten Nährlösung 50 ccm auf 125 ccm ergänzt; 25 ccm davon fällen 344 mg Cu = 180,9 mg Dextrose. Nährlösung = 5 • 7 • 180,9 = 6331,5 mg Dextrose. Verarbeitet: 7000 — 6331,5 = 668,5 mg Dextrose.

15. Mycel = 21,6 mg. 25 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 23,6 ccm. 1,4 • 1,404 = 1,9656 mg N — 1,4742 = 0,4914 mg N = 2,27 %.
Nährlösung auf 350 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 30 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 27,95 ccm $N/_{10}$ NaOH. 2,05 • 1,404 = 2,8782 mg N — 1,7550 = 1,1232 mg N. 350 ccm = 14 • 1,1232 = 15,7248 mg N.
Dextrose. Von der auf 350 ccm gebrachten Nährlösung 50 ccm auf 125 ccm ergänzt; davon fällen 25 ccm = 342 mg Cu = 179,8 mg Dextrose. Nährlösung = 5 • 7 • 179,8 = 6293 mg Dextrose. Verarbeitet: 7000 — 6293 = 707 mg Dextrose.

16. Mycel = 177,2 mg. 25 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 23,45 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,55 • 1,404 = 2,1762 mg N — 1,4742 = 0,7020 mg N = 0,4 %.
Nährlösung auf 450 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 25 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 23,6 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,4 • 1,404 = 1,9656 mg N — 1,7550 = 0,2106 mg N. 450 ccm = 18 • 0,2106 = 3,7908 mg N.
Dextrose. Von der auf 450 ccm gebrachten Nährlösung 50 ccm auf 100 ccm ergänzt; davon fällen 25 ccm = 317,56 mg Cu = 166,4 mg Dextrose. Nährlösung = 4 • 9 • 166,4 = 5990,4 mg Dextrose. Verarbeitet: 7000 — 5990,4 = 1009,6 mg Dextrose.

17. Mycel = 324,6 mg. 25 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zürücktitriert mit 23 ccm $N/_{10}$ NaOH. 2 • 1,404 = 2,808 mg N — 1,4742 = 1,3338 mg N = 0,41 %.
Nährlösung auf 550 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 25 cmm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 23,7 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,3 • 1,404 = 1,8252 mg N — 1,7550 = 0,0702 mg N[1]). 550 ccm = 22 • 0,0702 = 1,5444 mg N.
Dextrose. Von der auf 550 ccm gebrachten Nährlösung 50 ccm auf 125 ccm ergänzt; davon fällen 25 ccm = 210,34 mg Cu = 107,9 mg Dextrose. Nährlösung = 5 • 11 • 107,9 = 5934,5 mg Dextrose. Verarbeitet: 1065,5 mg Dextrose.

18. 25 ccm der auf 200 ccm gebrachten Nährlösung untersucht. 26 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 24,9 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,1 • 1,404 = 1,5444 mg N — 1,4742 = 0,0702 mg N[1]). 200 ccm = 0,5616 mg N.

19. 25 ccm der auf 150 ccm gebrachten Nährlösung untersucht. 20 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 19,25 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,75 • 1,404 = 1,0530 mg N — 0,7722 = 0,2808 mg N. 150 ccm = 1,6848 mg N.

20. Mycel = 30 mg. 20 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 19,2 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,8 • 1,404 = 1,1232 mg N — 0,7722 = 0,3510 mg N = 1,17 %.
Nährlösung auf 300 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 25 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 24,15 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,85 • 1,404 = 1,1934 mg N — 0,7722 = 0,4212 mg N. 300 ccm = 5,0544 mg N.
Dextrose. Von der auf 300 ccm gebrachten Nährlösung fällen 25 ccm = 291 mg Cu = 151,6 mg Dextrose. Nährlösung = 12 • 151,6 = 1819,2 mg Dextrose. Verarbeitet: 2000 — 1819,2 = 180,8 mg Dextrose.

---

1) S. Anm. 1, S. 404.

21. Mycel = 74,2 mg. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 48,45 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,55 • 1,404 — 2,1762 mg N — 0,7020 = 1,4742 mg N = 1,99 %.
Nährlösung auf 550 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 20 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 19,05 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,95 • 1,404 = 1,3338 mg N — 0,7020 = 0,6318 mg N. 550 ccm = 22 • 0,6318 = 13,8996 mg N.
Dextrose. Von der auf 550 ccm gebrachten Nährlösung werden 50 ccm auf 150 ccm ergänzt; davon fällen 25 ccm = 211 mg Cu = 108,4 mg Dextrose. Nährlösung = 6 • 11 • 108,4 = 7154,4 mg Dextrose. Verarbeitet: 8000 — 7154,4 = 845,6 mg Dextrose.

22. Mycel = 79 mg. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 47,85 ccm $N/_{10}$ NaOH. 2,15 • 1,404 = 3,0186 mg N — 1,1232 = 1,8954 mg N = 2,4 %.
Nährlösung auf 400 ccm gebracht, davon 25 ccm untersucht. 25 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 24,13 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,87 • 1,404 = 1,22148 mg N — 0,7020 = 0,51948 mg N. 400 ccm = 16 • 0,51948 = 8,3117 mg N.
Dextrose. Von der auf 400 ccm gebrachten Nährlösung 25 ccm auf 100 ccm ergänzt; davon fällen 25 ccm = 278,9 mg Cu = 145 mg Dextrose. Nährlösung = 4 • 16 • 145 = 9280 mg Dextrose. Verarbeitet: 10 000 — 9280 = 720 mg Dextrose.

23. Mycel = 97,5 mg. 11 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 10 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1 • 1,404 = 1,404 mg N — 0,8424 = 0,5616 mg N = 0,6 %.
Nährlösung auf 350 ccm gebracht, davon 17,5 ccm untersucht. 10 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 9,2 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,8 • 1,404 = 1,1232 mg N — 0,5818 = 0,5414 mg N. 350 ccm = 20 • 0,5414 = 10,8280 mg N.

24. Mycel = 104,2 mg. 10 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 9,25 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,75 • 1,404 = 1,0530 mg N — 0,4212 = 0,6318 mg N = 0,6 %.
Nährlösung anf 325 ccm gebracht, davon 16,25 ccm untersucht. 10 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 9,3 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,7 • 1,404 = 0,9828 mg N — 0,5818 = 0,4010 mg N. 325 ccm = 20 • 0,4010 = 8,0200 mg N.
Dextrose. $^1/_{20}$ der auf 325 ccm gebrachten Nährlösung auf 150 ccm ergänzt; davon fällen 25 ccm = 74 mg Cu = 37,8 mg Dextrose. Nährlösung = 6 • 20 • 37,8 = 4536 mg Dextrose. Verarbeitet: 5000 — 4536 = 464 mg Dextrose.

25. 25 ccm der auf 150 ccm gebrachten Nährlösung untersucht. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 49,07 ccm $N/_{10}$ NaOH. 0,93 • 1,404 = 1,3057 mg N — 0,9828 mg = 0,3229 mg N. 150 ccm = 6 • 0,3229 = 1,9374 mg N.

26. Mycel = 105,5 mg. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 48,25 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,75 • 1,404 = 2,4570 mg N — 0,8705 = 1,5865 mg N = 1,5 %.
Nährlösung auf 400 ccm gebracht, davon 100 ccm untersucht. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 48,2 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,8 • 1,404 = 2,5272 mg N — 0,8705 = 1,6567 mg N. 400 ccm = 4 • 1,6567 = 6,6268 mg N.
Dextrose. Von der auf 400 ccm gebrachten Nährlösung 25 ccm auf 250 ccm ergänzt; davon fällen 25 = 74,79 mg Cu = 38,3 mg Dextrose. Nährlösung = 10 • 16 • 38,3 = 6128 mg Dextrose. Verarbeitet: 7000 — 6128 = 872 mg Dextrose.

27. Mycel = 74,2 mg. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 48,55 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,45 • 1,404 = 2,0358 mg N — 0,8705 = 1,1653 mg N = 1,6 %.
Nährlösung auf 450 ccm gebracht, davon 100 ccm untersucht. 50 ccm $N/_{10}$ H_2SO_4 vorgelegt, zurücktitriert mit 48,9 ccm $N/_{10}$ NaOH. 1,1 • 1,404 = 1,5444 mg N — 0,8705 = 0,6739 mg N. 450 ccm = 4,5 • 0,6739 = 3,0326 mg N.

Dextrose. Von der auf 450 ccm gebrachten Nährlösung 25 ccm auf 200 ccm ergänzt; davon fällen 25 ccm = 81,63 mg Cu = 41,8 mg Dextrose. Nährlösung = 8 • 18 • 41,8 = 6019,2 mg Dextrose. Verarbeitet: 7000 — 6019,2 = 980,8 mg Dextrose.

Literatur-Verzeichnis.

1. Ambühl, G., Chemiker-Zeitung 1897, Nr. 16.
2. Behrens, W., Tabellen. 3. Aufl., 1898.
3. Beijerinck und van Delden, Centralbl. f. Bakt., 1902, II. Abt., Bd. 9.
4. Beijerinck, M. W., Centralbl. f. Bakt., 1901, II. Abt., Bd. 7.
5. Brefeld, 78. Jahresber. d. Schl. Ges. f. vaterl. Cult., zool.-bot. Sektion.
6. Christensen, H. R., Centralbl. f. Bakt., 1906, II. Abt., Bd. 17.
7. Fermi, C., Centralbl. f. Bakt., 1896, II. Abt., Bd. 2.
8. Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl., 1903.
9. Fresenius, Quantitative chem. Analysen. 1901, Bd. 2.
10. Gerlach u. Vogel, Centralbl. f. Bakt., 1902, II. Abt., Bd. 9.
11. Dieselben, Centralbl. f. Bakt., 1903, II. Abt., Bd. 10.
12. Harcourt & Lupton, The Chicago Pharmacist, 1876, Vol. IX, Nr. 6. Referat, Arch. d. Pharmacie, 3. Reihe, Bd. 11.
13. Heinze, B., Annales mycologici, 1906, Bd. 4, Nr. 1.
14. Hellriegel, Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. 1888.
15. Hellriegel u. Wilfarth, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1889.
16. Hempel, W., Gasanalytische Methoden. 3. Aufl., 1900.
17. Hoppe-Seilers Handbuch d. Physiol. u. Pathol.-chem. Analyse. 7. Aufl., 1903.
18. Jakobitz, Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 7.
19. Janse, M., Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, Vol. XIV, 1, 1896.
20. Johow, Fr., Jahrb. f. wiss. Bot., 1889.
21. Keutner, J., Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, Abt. Kiel, Neue Folge, Bd. 8.
22. Klebs, G., Physiologie der Fortpflanzung.
23. Mazé, M., Ann. de l'Inst. Pasteur, 1897, t. 11 und 1898, t. 12.
24. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 1897, Bd. 1.
25. Pringsheim, H., Centralbl. f. Bakt., 1906, II. Abt., Bd. 16.
26. Puriewitsch, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1895.
27. Rabenhorst, Fungi imperfecti. 6. Abt., 1 u. 2.
28. Saida, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1902, Generalversammlungsheft.
29. Ternetz, Ch., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904.
30. Vogel, J., Centralbl. f. Bakt., 1906, II. Abt., Bd. 15.
31. De Vries, Mutatationstheorie, II.
32. Winogradsky, Arch. des sc. biol. de St. Pétersbourg, 1895, t. III.
33. Derselbe, Centralbl. f. Bakt., 1902, II. Abt., Bd. 9.
34. Zopf, Die Pilze. 1890.

Über den Einfluss des Cyankaliums auf die Atmung von Aspergillus niger nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blausäure-Wirkung.

Von

H. Schroeder.

Mit 2 Textfiguren.

Schon mehrfach ist darauf hingewiesen worden, welch hervorragende Bedeutung das Studium des Einflusses von Körpern bekannter chemischer Konstitution auf den Ablauf von Lebensvorgängen für die Physiologie besitzt, da durch dieses Studium auch Aufschlüsse über den Mechanismus (Chemismus) der Lebensfunktionen (Partial-Funktionen), wie er sich unter normalen Umständen abspielt, mit Bestimmtheit zu erhoffen sind[1]). Speziell aussichtsvoll erscheinen in dieser Hinsicht Versuche mit Giften, weil diese eine besonders energische Wirkung auf den Protoplasten ausüben. Doch ist für derartige weitgehende Schlüsse die eingehende Kenntnis der Mechanik des Gift-Eingriffes unerläßliche Vorbedingung, und es kann nicht geleugnet werden, daß in dieser Beziehung die Tierphysiologie der Pflanzenphysiologie aus naheliegenden Gründen weit voraus ist. Anderseits dürfte aber eine ganze Anzahl der Befunde an Tieren, bei der weitgehenden Übereinstimmung der grundlegenden Lebenserscheinungen in beiden Reichen, sofern es sich um allgemeine oder Protoplasmagifte handelt, mit genügender Vorsicht auf pflanzliche Organismen sich übertragen lassen.

Es wird sich bei diesen — physiologischen — Studien vorwiegend um die sogenannten dynamischen Gifte handeln, die eine

---

1) Z. B. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. 1892, S. 195, u. J. Geppert, Über das Wesen der Blausäure-Vergiftung. Zeitschr. f. klinische Mediz., Bd. 15, 1889, S. 208, 307, speziell S. 214.

oder mehrere Partialfunktionen verlangsamen, sistieren oder auch über die Norm hinaus beschleunigen, was alles eine Störung der Harmonie des Lebensgetriebes zur Folge hat, die, sofern dem Organismus nicht Mittel zu Gebote stehen, durch entsprechende Regulationen den Ablauf der anderen — primär nicht beeinflußten — Partialfunktionen den neuen Verhältnissen zu akkommodieren, mit der Zeit zu einer bleibenden Schädigung führen muß.

Dieses Studium von chemischen Einflüssen[1]) auf Lebenserscheinungen verspricht nach meiner Auffassung zum mindesten den gleichen Erfolg, wie das der Wirkung physikalischer Faktoren. Denn alle sinnfälligen Vorgänge am Organismus sind in letzter Linie bedingt durch chemische Prozesse im Protoplasten[2]), und für derartige chemische Umsetzungen sind chemische Agentien — abgesehen von Gruppen-Reagentien wie Säuren usw. — speziellere und damit zuverlässigere Reagentien als die in der Regel gleichartiger wirkenden physikalischen Faktoren.

Die geeignetste von den für eine derartige Untersuchung in Frage kommenden Funktionen dürfte die Sauerstoff-Atmung sein. Denn einmal kann man sich durch Messen des O-Verbrauches und der CO_2-Produktion jederzeit und fortlaufend ein Bild von ihrem Ablauf machen, ohne genötigt zu sein das Objekt zur Untersuchung zu zerstören und dann, weil die Atmung, verglichen z. B. mit dem Wachstum oder Reizerscheinungen, eine elementare Funktion genannt werden darf, womit natürlich nicht gesagt ist, daß ich sie für eine einfache Größe halte.

Mit der Wahl der Atmung war die der Blausäure oder des ebenso wirkenden Cyankaliums nahegelegt. Denn es war durch die Bemühungen einer Reihe von Physiologen[3]) eine starke Hemmung sowohl des O-Konsumes als der CO_2-Produktion bei mit Blausäure vergifteten Tieren festgestellt worden, und eine ähnliche

---

1) Also Giftwirkungen, vgl. die Definition des Begriffes „Gift“ bei Pfeffer, Physiologie. Bd. II, S. 332.

2) Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Ges. Abhandl., Bd. II, S. 1159, 1200 und physiolog. Notizen I. Flora, Bd. 75 (1892), S. 1; auch Goebel, Organographie, S. 39 und die Abhandlungen von Loew u. Fischer. Flora, Bd. 94 u. 95; ferner Czapek, Annales of Botany, Vol. 19, 1905, S. 75; Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43.

3) Claude Bernard, Leçons sur les effets des substances toxiques etc. Paris, 1857, S. 193. — W. Preyer, Die Blausäure. Bonn, 1868 u. 1870. — F. Hoppe-Seyler in seinen medizin.-chemischen Untersuchungen. Heft I, S. 140, Virchows Archiv, Bd. 38, 1867, S. 433. — C. Gaethgens, Zur Lehre der Blausäure-Vergiftung. Hoppe-Seylers mediz.-chem. Untersuchungen, Heft III, S. 325 und besonders J. Geppert a. a. O.

Beeinflussung der Pflanzenatmung durch A. Mayer[1]), ferner der Hefe durch denselben sowie Schönbein[2]) und Fiechter[3]) wahrscheinlich gemacht[4]).

Es war somit zunächst meine Aufgabe, in einwandfreier Weise zu prüfen, ob in der Tat die Pflanzenatmung in ihren beiden fortlaufend kontrollierbaren Phasen durch Cyankalium, das aus äußeren Gründen bevorzugt wurde, in derselben Weise verlangsamt wird, wie die Atmung von Tieren. Dabei hatten die Versuche nur dann Wert, wenn die Herabsetzung lediglich eine transitorische war, wenn also nach Entfernung des Giftes, eventuell nach einer Erholungspause, die Rückkehr der normalen Atemgröße beobachtet werden konnte, da sonst zu befürchten war, daß das gewonnene Bild durch sekundäre Absterbeerscheinungen getrübt werde. Wenn sich nun diese starke transitorische Depression bestätigte, was in der Tat zutraf, so ergab sich sofort die interessante Folgerung: ist es möglich, auf diese Weise die Atmung vorübergehend völlig, d. h. innerhalb der Fehlergrenze der Methodik, still zu legen und weiterhin: kann diese Sistierung über einen längeren Zeitraum ausgedehnt werden, auch hier natürlich ohne dauernde Schädigung des Organismus?

Bei der Diskussion der Resultate wird dann auch die Frage zu erörtern sein, ob die Hemmung der Atmung das Primäre bei der Giftwirkung der Blausäure bezw. des Cyankaliums ist und außerdem, ob anderweitige Nebenwirkungen, die mit dieser Schwächung der Atmung in keinem direkten Kausalzusammenhang stehen, erkennbar sind.

Methodik.

a) Allgemeines.

Bei meinen Versuchen sah ich von der Verwendung höherer Pflanzen ganz ab, da bei diesen die Darreichung des Giftes bedeutende Schwierigkeiten bot. Ein Aufsaugenlassen einer wässerigen Blausäure- oder Cyankaliumlösung durch abgeschnittene Pflanzen-

1) Über den Einfluß der Blausäure auf Pflanzenatmung. Landwirt. Versuchsstationen, Bd. 23, 1879, S. 335.

2) Zit. nach Schaer, Über die Einwirkung des Cyanwasserstoffes usw. Festschr. f. Nägeli u. Kölliker, Zürich, 1891.

3) Über den Einfluß der Blausäure auf Ferment-Vorgänge. Diss. Basel, 1875.

4) Vgl. auch J. Loeb, Biochemische Zeitschr., Bd. I, S. 183; Pflügers Archiv, Bd. 113, S. 487.

teile — die Methodik A. Mayers bei seinen Versuchen mit Tropaeolum[1]) — erschien bedenklich. Denn es mußte dann, wie auch Mayer selbst ausführt, mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß basalwärts gelegene Zellen geschädigt, vielleicht sogar schon getötet waren, bevor die höher gelegenen mit dem Gifte überkaupt in Berührung kamen. Dies mußte eine Abnahme der Atmungsintensität herbeiführen, die dadurch zustande kam, daß nur noch eine geringere Anzahl von Zellen atmete. Ähnliche Bedenken konnten auch gegen die Benutzung von Blausäuregas geltend gemacht werden; außerdem wäre aber seine Anwendung bei meiner gleich zu beschreibenden Methode der Messung des O-Verbrauches gänzlich ausgeschlossen, bei Bestimmung der CO_2-Produktion nur mit Schwierigkeiten durchführbar gewesen, da der Cyanwasserstoff von den benutzten Laugen absorbiert werden mußte. Diese Schwierigkeiten ließen sich umgehen, wenn Pilzmycelien zur Untersuchung benutzt wurden, die den Vorzug hatten, daß das Gift — in Form von Cyankalium — in der Nährflüssigkeit gelöst zugeführt werden konnte. Es war dann bei den von mir vornehmlich gebrauchten Pilzdecken ohne oder doch nur mit wenigen Conidien die Mehrzahl der Zellen unmittelbar von der Giftlösung umspült und zu den nicht direkt mit dieser in Berührung befindlichen Teilen war jedenfalls nur ein ganz kurzer Weg innerhalb des Mycels zu durchlaufen. Daneben hatte man bei der Verwendung einer größeren Flüssigkeitsmenge die Gewißheit einer annähernd konstanten Giftkonzentration für die Versuche von kürzerer Dauer[2]). Auch darf behauptet werden, daß das Cyankalium rasch in das Zellinnere eindrang, denn seine Wirkung war ausnahmslos unmittelbar nach der Applikation in vollem Umfange nachweisbar; und ebenso bot seine Entfernung durch Waschungen keine Schwierigkeit[3]).

Von den in Vorversuchen geprüften Pilzen erwies sich *Aspergillus niger* am geeignetsten, derselbe bildet leicht zusammenhängende Decken, atmet auch schon bei Zimmertemperatur mit genügender Intensität und ist nicht imstande, Gärung in größerem Maßstabe hervorzurufen, was bei den Besonderheiten, die Gärungsorganismen in mehrfacher Hinsicht bieten, von Wichtigkeit er-

1) a. a. O.

2) Nicht aber dann, wenn die Versuche über einen längeren Zeitraum ausgedehnt wurden; s. S. 431.

3) Über das Eindringen der Blausäure in die Zellen vgl. Overton. Studien über Narkose, Jena 1901, S. 106.

scheint. Dagegen bildete *Penicillium glaucum*, wie es mir zu Gebote stand, keine festen Decken von genügender Größe, was bei dem Auswaschen und Wechsel der Nährlösung unerläßlich war, und *Mucor stolonifer* atmete zu schwach, um in den kurzen Intervallen von einer halben bis einer Stunde die Gasbestimmung mit hinlänglicher Genauigkeit zu gestatten. Ich hielt mich darum ausschließlich an *Aspergillus niger*.

Zur Kultur benutzte ich Kristallisierschalen, die bis zum Versuch mit Glasdeckel geschlossen wurden oder — bei der Messung der Kohlensäureproduktion — Kochkolben mit Watteverschluß. Bei ersteren erwies es sich als zweckmäßig, den Deckel öfter zu lüften, um die angesammelte Kohlensäure zu entfernen; wenigstens wuchsen die so behandelten Mycelien stets rascher als solche, die dauernd geschlossen blieben.

Zur Herstellung der Nährlösung wurden 40 g Rohrzucker, 5 g Asparagin, 0,2 g Monokaliumphosphat, 0,1 g Kaliumnitrat und 0,1 g Magnesiumsulfat mit Leitungswasser zum Liter gelöst und ein Tropfen Eisenchloridlösung zugefügt. Die Lösung wurde ohne jeden Zusatz (NL.) oder in folgenden Modifikationen benutzt:

NL. I mit Kalilauge neutralisiert, bis zu ganz schwach alkalischer Reaktion.

NL. II mit 2—3 Tropfen Phosphorsäure angesäuert.

NL. III mit einer Prise Magnesiumcarbonat in Substanz versetzt, um ein Sauerwerden zu verhüten. Zu der Mehrzahl der Versuche wurde NL. II benutzt, übrigens ist bei jedem Versuch angegeben, welche Lösung angewandt wurde. Die Kultur wurde auf der Modifikation vorgenommen, die bei den Versuchen geboten wurde.

Es wurde bei Lichtabschluß und Zimmertemperatur kultiviert. Allerdings dauerte es bei dieser für *Aspergillus* niederen Temperatur 10 Tage und mehr, bis genügend starke Decken herangewachsen waren, dagegen waren die so gezüchteten Mycelien fast völlig frei von Sporen und hatten außerdem vor dem Versuch keinen Wechsel der Außenbedingungen durchzumachen, wie es bei der Kultur bei höherer Temperatur der Fall gewesen wäre. Bei Versuch 94, der bei höherer Temperatur im Wärmezimmer angestellt wurde, war die Decke auch dort gewachsen.

Bei den Versuchen selbst wurde zunächst die Decke auf frische, sterile Nährlösung übertragen und so die normale Atemgröße bestimmt, dann wurde sie auf die gleichfalls keimfreie, cyan-

kaliumhaltige Lösung versetzt und darauf — nach dem Auswaschen — abermals auf unbenutztes Substrat gebracht. Es wurde dadurch erreicht, daß in allen Fällen Nähr- und Atemmaterial in ausreichender Quantität zur Verfügung stand, sowie einer Anhäufung nachteiliger Stoffwechselprodukte vorgebeugt. Das Auswaschen erfolgte derart, daß zunächst die cyankaliumhaltige Lösung möglichst vollkommen abgegossen und hiernach der Pilz 4—6 Mal auf isotone Salpeterlösung versetzt wurde, auf der er jeweils kurze Zeit verblieb, um das Austreten der Giftreste aus den Zellen zu gestatten[1]). Schließlich erfolgte noch ein ein- bis dreimaliges Nachwaschen mit Nährlösung.

Was den Entwicklungszustand anbetrifft, der die große Kurve der Atmung beherrscht, so waren meine 10—14 Tage alten Decken, infolge der Kultur bei niederer Temperatur, noch nicht an dem Punkte angelangt, an dem ein Abfall der Kurve eintritt. Es konnte darum auch nach der Erholungspause in der Regel eine Rückkehr der früheren Atmungsintensität erreicht werden. Wurde sie überschritten, so war dies mit Zuwachs erklärbar[2]), blieb dagegen die Atemgröße dauernd gegen die vor der Behandlung mit dem Gift gefundene zurück, so mußte mit einer bleibenden Schädigung gerechnet werden.

Der Einfluß, den die unbedeutenden, während der Versuche vorkommenden Temperaturschwankungen, sowie die wechselnde Intensität der Beleuchtung (auch selbst Wechsel zwischen hell und dunkel) ausüben, ist zu gering, um gegenüber den durch Cyankalium bewirkten Ausschlägen in Frage zu kommen[3]).

b) Bestimmung des Sauerstoffkonsums.

Zur Bestimmung des O-Konsums bediente ich mich eines Apparates, der nach dem gleichen Prinzip wie die von Garreau[4]),

---

1) Kosinski, Die Atmung bei Hungerzuständen usw. bei *Aspergillus*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, S. 142.

2) Siehe Versuch 16 (Tabellen S. 460).

3) Siehe Kolkwitz, Über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33, 1899, S. 127. — Maximow, Über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 9, 1902, S. 193, 261. — Elfving, Studien über die Einwirkung des Lichtes auf Pilze. Helsingfors, 1890.

4) Garreau, Ann. d. sciences natur., III. serie tome 15, 1850, p. 5; tome 16, 1851, p. 271.

Wolkoff und Mayer[1]), Godlewsky[2]), Stich[3]) und anderen benutzten zusammengestellt war. Ich brachte nämlich den zu untersuchenden Organismus mit einem Absorptionsmittel für die gebildete Kohlensäure in einen durch Quecksilber abgesperrten Luftraum und beobachtete die Volum-Abnahme gleich O-Verbrauch durch Messung des Steigens der Quecksilbersäule im Skalenrohr[4]). Zur näheren Erläuterung der speziellen Anordnung darf ich mich unter Hinweis auf die beistehende Skizze kurz fassen. Eine starkwandige niedere Glasglocke mit breitem feingeschliffenen Rand wurde mittels eines durch Zusammenschmelzen von 50 Teilen Kolophonium mit 10 Teilen festem und 40 Teilen flüssigem Paraffin hergestellten Kittes[5]) gasdicht auf eine gleichfalls sorgfältig abgeschliffene Glasplatte aufgesetzt. Unter der Glocke befanden sich: 1. das Absorptionsgefäß für die Kohlensäure, eine flache Glasschale, die mit 20 bis 30 ccm einer 10%-igen Natronlauge beschickt wurde. Dieses Quantum (20 ccm) genügt, um theoretisch 1,1 g Kohlendioxyd, das sind ca. 560 ccm[6])

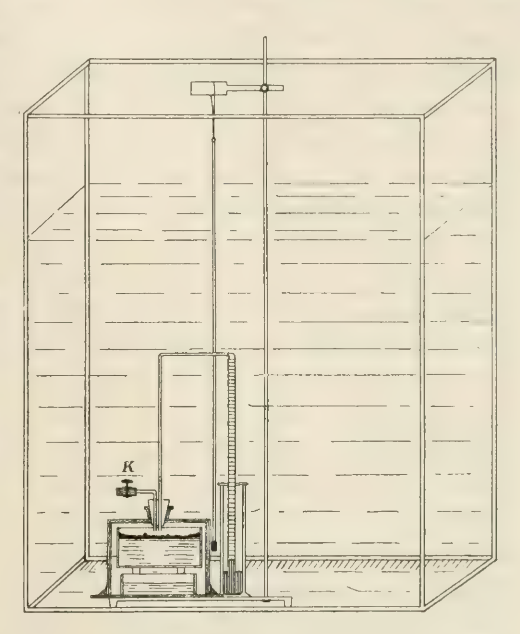


Fig. 1.

1) Landwirtsch. Jahrb., Bd. III, 1874, S. 489.

2) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 13, 1882, S. 491.

3) Flora, Bd. 49, 1891, S. 1.

4) Genauer Volum und Druckabnahme; zumal bei den Verhältnissen meiner Apparate ein Steigen des Quecksilbers um 1 cm eine scheinbare Volumabnahme von nur ca. 1 ccm darstellt, unter Berücksichtigung der Druckverminderung von 10 mm Hg. aber eine wahre Volumverringerung von etwas über 6 ccm bedeutet.

5) Dieser Kitt dichtete zuverlässig bis zu 24—25° C., bei höheren Temperaturen kamen zuweilen Undichtigkeiten vor.

6) Litergewicht der Kohlensäure, zu 1,96 g genommen (nach Hempel, Gasanalytische Methoden, S. 181).

zu binden. Da selbst bei mehrmaligem Erneuern der Luft, was nur bei einigen der ersten Versuche vorkam, niemals mehr als 100 ccm Sauerstoff verbraucht wurden, und dies für die von mir benutzte Nährlösung bei *Aspergillus* ungefähr der gleichen Kohlensäureproduktion entspricht[1]), so wurde höchstens $^1/_6$ der Lauge beansprucht. Es schien darum unnötig, stärkere Konzentrationen anzuwenden, bei deren Benutzung eine Schädigung der in die Luft ragenden Teile der Pilzdecke durch zu starkes Austrocknen zu befürchten war. In der Regel wurde die Lauge schon erneuert, nachdem sie nur 20—30 ccm Kohlensäure absorbiert hatte. 2. Die Kristallisierschale mit Nährlösung und der Pilzdecke. Sie enthielt durchweg 150 ccm Nährlösung und stand alsdann der Flüssigkeitsspiegel, abgesehen von der darauf schwimmenden Pilzdecke, nur 1,5—2 cm unter dem oberen Rand der Glasschale, was im Hinblick auf die rasche und gleichmäßige Kohlensäureabsorption zweckmäßig schien. Die Kulturschale stand mit genügendem Raum für den Gasaustausch über dem Absorptionsgefäß.

In den Tubulus der Glocke wurde ein doppelt durchbohrter Gummistopfen eingepreßt und in dessen eine Bohrung ein mit Gummischlauch und Klemmschraube verschließbares kurzes Knierohr, in die andere das Skalenrohr derart eingekeilt, daß die Dichtigkeit dieser Schlüsse außer jedem Zweifel stand. Das Skalenrohr hatte die abgebildete Form mit einer Skalenlänge von 18 cm eingeteilt in mm und einen Durchmesser von ca. 1 cm an der Skala. Sein freies Ende tauchte in einen kleinen Glaszylinder mit Quecksilber. Über der Quecksilberkuppe im Inneren befand sich stets eine 1—2 cm hohe Wasserschicht, um eine Schädigung der Kultur durch die Quecksilberdämpfe zu verhüten. Während des Versuches wurde der ganze Apparat in ein geräumiges Wasserbassin, das je nach der Höhe der Füllung 35—50 l Wasser enthielt, versenkt. Dadurch wurden plötzliche Temperaturschwankungen verhindert, sowie der gasdichte Abschluß bedeutend erleichtert.

Eine genaue Kenntnis der Fehlergrenzen der beschriebenen Apparatanordnung ist notwendig besonders zur Entscheidung der Frage, ob unter dem Einfluß des Giftes die Atmung tatsächlich, d. h. also innerhalb der Grenzen der Versuchsfehler, sistiert ist oder ob sie, natürlich mit sehr starker Abschwächung, noch andauert[2]).

1) Versuch 17 u. 93 der Tabellen.

2) Vgl. über die Versuchsfehler Godlewsky, a. a. O., S. 7.

Sie wurden darum unter Zugrundelegung der gefundenen Differenzen bei den Einzelmessungen usw. zunächst rechnerisch bestimmt. Ich begnüge mich, um nicht allzu weitläufig zu werden, mit der Mitteilung der Ergebnisse.

Der durch ungenaue Ablesungen[1]) (es waren deren jeweils drei erforderlich, um V und P berechnen zu können) bewirkte Fehler erreichte im Maximum, d. h. bei der Annahme, daß der Ausschlag immer in dem gleichen Sinne erfolge, bis zu 0,45 ccm.

Ungefähr von derselben Höhe war die durch ungenaue Temperaturbestimmung hervorgerufene Differenz, was vornehmlich dadurch veranlaßt wurde, daß es etwa 2—4 Stunden dauerte, bis die Luft unter der Glocke die Temperatur des Wasserbades angenommen hatte. Bestand also von vornherein eine Differenz oder schwankte die Temperatur des Wasserbades, so mußte mit diesem Fehler gerechnet werden. Leider habe ich denselben zuerst unterschätzt, so daß eine ganze Anzahl von Versuchen, vorwiegend die im Sommer angestellten, zur Entscheidung der Frage, ob eine Sistierung stattgefunden habe, nicht benutzt werden können.

Vernachlässigt werden dürfen einmal die durch unrichtige Volumbestimmung verursachten Ausschläge, die ca. 3 % der gefundenen Volumabnahme betragen, und ebenso der durch die eingebrachte Luftkohlensäure hervorgerufene Fehler von weniger als 0,2 ccm für die ganze Dauer der Beobachtungsserie.

Durch ihre physiologische Wirkung könnte auch die kontinuierliche Abnahme des Sauerstoff-Partiärdruckes in dem Apparate als Fehlerquelle in Betracht kommen, die verhältnismäßig rasch einmal infolge des andauernden O-Konsums durch den Pilz und dann durch die Abnahme des Gesamtdruckes infolge der Kohlensäureabsorption in der Lauge eintritt.

Die stärksten in meinen Versuchen beobachteten Abnahmen habe ich in den beiden folgenden Tabellen zusammengefaßt. Die erstere ergibt, daß in Übereinstimmung mit den Befunden an anderen Organismen[2]) ein Sinken des O-Teildruckes auf ca. 75 mm Hg — also auf etwa die Hälfte des normalen Wertes — auf die Größe des Sauerstoffkonsumes ohne Einfluß ist.

1) Die Ablesungen erfolgten mit dem Horizontal-Fernrohr.

2) Pfeffer, Physiologie. Bd. 1, S. 547. — Verworn, Allgemeine Physiologie, S. 293; ferner die zitierten Arbeiten von Godlewsky (S. 33, 44, 54, Separat-Abzug) und Stich, Flora, Bd. 74, 1891, S. 1.

Tabelle 1.

	Gesamtdruck zu Beginn des Beobachtungsintervalles	Gesamtdruck am Ende des Beobachtungsintervalles	T	O-Partiärdruck am Ende des Intervalles	O-Konsum pro 1/2 Stunde
Versuch 1.	735	728	17,9	132,5 [1])	4,0
	711	704	18,0	104	4,0
Vers. 9, 10.	746,5	711,5	21	105	5,5
	711,5	702	21,05	94	5,9
Versuch 16.	738,5	722,5	24,6	113	8,6
	722,5	706,5	24,5	96	8,6
	706,5	690,5	24,4	75,5	8,5

Noch weitere Abnahme führte dann eine Verminderung des O-Verbrauches herbei, wie aus folgenden Versuchen hervorgeht.

Tabelle 2.

	Gesamtdruck		T	O-Partiärdruck		O-Konsum pro 1/2 Stunde
	zu Beginn	am Ende		zu Beginn	am Ende	
Vers. 1.	732,5	696	18,4	—	90,2	9,7
	767	679,5	18	102 [2])	18	6,3 [3])

Nach energischem Lüften stieg dann der O-Konsum auf 6,4 und dann nach 3/4 Stunden wieder normal auf 9,5. Ebenso verliefen Versuche 2 und 11, bei denen die O-Partiärpressung bis 3 und 6 mm Hg sank, bei rascher Erholung in Nr. 2; Nr. 11 wurde nicht weiter verfolgt.

Es ergibt sich daraus, daß ein kurzes Sinken[4]) des O-Druckes unter 75 mm Hg eine Abnahme des Konsumes bewirkt, die eine rasch vorübergehende gleichsinnige Nachwirkung hat. Außerdem zeigen die Versuche noch, wie weitgehend die letzten Spuren von Sauerstoff vom Organismus aufgezehrt werden.

---

1) Bei der Berechnung des O-Partiärdruckes wurde auch der O-Konsum von dem Moment des Verschließens der Glocke bis zur ersten Ablesung, aus den späteren Befunden interpoliert, in Rechnung gestellt (s. Godlewsky, a. a. O., S. 8).

2) Im unmittelbaren Anschluß an das vorausgegangene Intervall, es wurde nur die zum Ausgleich der Druckdifferenz notwendige Gasmenge zugelassen.

3) Im Durchschnitt aus 9 Stunden, also wohl zuerst normal und dann viel geringer.

4) Über die Wirkung längeren, vollkommenen Entzuges s. Kostytschew; Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, S. 563 speziell, S. 575, 582—590.

Da mit Ausnahme der angeführten Fälle eine derartige Abnahme nicht vorkam, wurde ein Fehler durch diesen Faktor nicht bedingt.

Übrigens verlief die Atmung im abgeschlossenen Luftraum unter der Glocke ungefähr mit der gleichen Intensität wie im Pettenkofer-Apparat bei konstanter Lüftung[1]).

Die Berechnung erfolgte nach der bekannten Formel:

$$V^0_{760} = \frac{V^T_P\,(P - b)}{760\,(1 + \alpha\,t)},$$

die zur rascheren Berechnung der ganzen Beobachtungsreihen folgendermaßen umgeformt wurde:

$$\log V^0_{760} = \log \frac{1}{760} + \log\,(P - b) + \log V^T_P + \log \frac{1}{1 + \alpha t}.$$

Letzterer Logarithmus wurde den Tabellen von Landolt und Börnstein direkt entnommen.

b bedeutet die Tension des Wasserdampfes bei der abgelesenen Temperatur; wenn letztere während der Dauer des Versuches nur ganz unmerklich schwankte (etwa um $^1/_{10}$ bis $^2/_{10}{}^0$), so wurde von ihrer Einführung abgesehen, da, wie Kontrollrechnungen ergaben, diese Ungenauigkeit gegenüber den anderen Fehlern nicht ins Gewicht fällt. Der Druck P wurde gefunden aus dem herrschenden Luftdruck, vermehrt um den Druck der auf der äußeren Quecksilberfläche lastenden Wassersäule und vermindert um die Niveaudifferenz der beiden Quecksilberspiegel. Das Volum V ist der Inhalt der Glocke abzüglich der eingestellten Gegenstände und Flüssigkeiten, sowie der von Wasser und Quecksilber erfüllten Teile der Skala.

c) Bestimmung der Kohlensäureproduktion.

Die produzierte Kohlensäure wurde nach dem von Pfeffer modifizierten Pettenkoferschen Verfahren gemessen; die umstehende Figur zeigt die gewählte Anordnung des näheren. Der Luftstrom passierte zuerst zwei große U-Röhren *(A, A)*, enthaltend mit konzentrierter Kalilauge (40%) getränkte Bimssteinstücke, sodann eine Kontrollflasche *(B)* mit Barytwasser und danach die Erlenmeyer-Kolben *(C* u. *D, D)*; dieselben waren beim Studium der normalen Atmung mit Wasser, während der Periode der Giftwirkung mit

---

1) Bei Pettenkofers Anordnung 15—20 mg CO_2 pro Stunde und unter der Glocke 7—12 ccm O_2 = 13,8—23,6 mg CO_2 für das gleiche Intervall.

einer wässerigen Cyankaliumlösung bis wenig Millimeter unterhalb des Gummistopfens gefüllt. Es hatte die Lösung in *C* (200 ccm) die doppelte und in *D*, *D* (je 100 ccm) die gleiche Giftkonzentration, wie die Flüssigkeit, auf die der Pilz während des Versuches gebracht wurde; dadurch sollte eine ungefähre Konstanz in dem Cyankaliumgehalt der Nährlösung erreicht werden. Da aber bei Abwesenheit jeglicher Spur von Kohlensäure in der passierenden Luft kein nennenswertes Herüberdestillieren von Blausäure stattfinden konnte, wurden diese Gefäße *(C* u. *D*, *D)* bei den letzten Versuchen weggelassen. Wie ein Vergleich der Resultate lehrt, wurde ein Fehler dadurch nicht veranlaßt. Auf diese Kolben folgte das Kulturgefäß *(E)*, ein gewöhnlicher Kochkolben, mit der Pilzdecke. Zwischen dies Kulturgefäß und die Barytröhren mußte, um eine Titerabnahme durch übergehende Blausäure zu verhüten, ein Absorptionsmittel für letztere eingeschaltet werden. Ich wählte dazu $^1/_{10}$-normal Silbernitrat-Lösung und beschickte damit zwei kleine Kölbchen *(F*, *F)* der abgebildeten Form, die hintereinander geschaltet wurden. Im ersten bildete sich jedes-

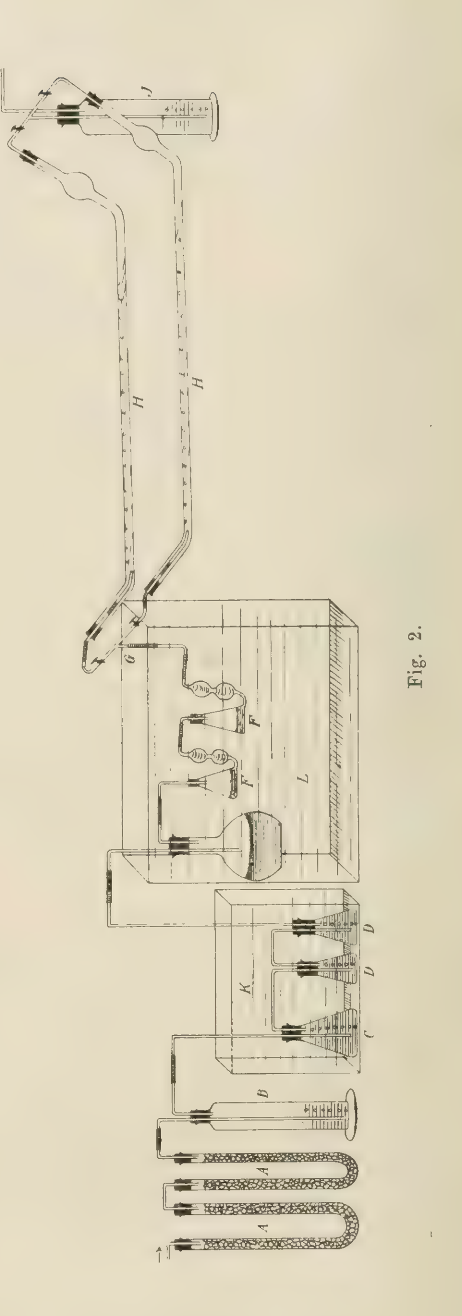


Fig. 2.

mal ein Niederschlag von Cyansilber, während die Lösung in dem zweiten vollkommen klar blieb, was mir die Gewißheit verschaffte, daß keine Blausäure in die Barytröhren gelangte. Die Absorptions-Röhren enthielten je 100 ccm Barytlauge, wovon jeweils 25 ccm, also ein Viertel, zur Titration benutzt wurde. Schließlich wurde bei einigen der Versuche noch eine Kontrollflasche *(J)* mit Barytwasser vorgelegt, da in derselben jedoch niemals Trübungen auftraten, wurde in der Folge von ihrer Einschaltung Abstand genommen. Um gasdichtes Abschließen zu erleichtern, waren die Gefäße *B*, *C*, *D* u. *D* und ebenso *E* und *F*, *F* unter Wasser gesetzt, so daß nur eine geringe Anzahl der Schlüsse sich außer Wasser befand. Auch wurden plötzliche Temperaturschwankungen auf diese Weise unmöglich gemacht. Das Saugen der Luft erfolgte durch einen Tropfenaspirator nach Stammer. Der so erzeugte Luftstrom war ausreichend konstant und passierten etwa 3 l die Stunde. Genaue Messung desselben erschien unnötig, da Fehler in der gefundenen Kohlensäuremenge, die durch Unterschiede in der Luftgeschwindigkeit verursacht sein konnten[1]), gegenüber den durch das Gift bewirkten Ausschlägen verschwinden. Im übrigen wurde beim Füllen der Röhren, dem Titrieren usw. mit allen schon mehrfach beschriebenen Kautelen gearbeitet.

Allgemeines über die Fehlerquellen der benutzten Methode findet sich bei Pfeffer[2]), an dessen Vorschriften ich mich hielt. Die Titerabnahme der Barytlauge infolge der Manipulation betrug bis zu 1,2 mg Kohlensäure, was mit den Angaben Pfeffers[3]) (1,1 mg im Maximum) und Kosinskis[4]) (0,7 mg im Durchschnitt) gut übereinstimmt. Unter Verweisung auf diese Arbeiten bleibt es mir darum nur noch übrig, den Einfluß der durch meine spezielle Aufgabe bedingten Abweichungen von der Anordnung Pfeffers auf die Resultate kurz zu betrachten. Dabei erscheint es zweckmäßig, zunächst die normale Atmung getrennt von den Perioden der Giftwirkung zu behandeln, während das Erholungs-

1) Vgl. Pfeffer, Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. Bd. 1, S. 641, Anmerkung.

2) A. a. O. und Beiträge zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen, Seite 501.

3) Oxydationsvorgänge, S. 502, 503.

4) Kosinski, Die Atmung bei Hungerzuständen usw. bei *Aspergillus niger*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, 1902, S. 138.

stadium bald nach der einen, bald nach der anderen Methode studiert wurde.

Im ersteren Falle (normale Periode), wurde unter Einschaltung sämtlicher Vorlagen (*C*, *D*, *D* mit Wasser, *F*, *F* mit Silbernitrat) sowie des Kulturkolbens mit der Pilzdecke $^1/_2$—$1^1/_2$ Stunden kohlensäurefreie Luft durch den Apparat gesaugt. Dadurch wurden die vor der Pilzdecke befindlichen Flüssigkeitsmengen in den Kolben *C*, *D*, *D* annähernd kohlensäurefrei oder doch so arm an diesem Gase, daß sie während des Versuches nennenswerte Mengen davon nicht mehr abgeben konnten, und die zwischen Kulturgefäß und Pettenkofer-Röhren befindliche Silbernitratlösung entsprechend dem Partiärdruck der Kohlensäure mit dieser gesättigt, so daß ein Gleichgewichtszustand zwischen Absorption und Verflüchtigung eintrat, gleichmäßige Atmungsintensität des Pilzes und ungefähr konstanten Luftstrom vorausgesetzt. Die gleichen Erwägungen haben auch für die unter der Pilzdecke befindliche Nährlösung Geltung.

Bei dem Studium des Ganges der Atmung unter dem Einfluß des Giftes konnte dagegen nicht wie oben auf Konstanz aller Bedingungen hingearbeitet werden, da das Verhalten in der ersten Stunde unmittelbar nach dem Zufügen des Cyankaliums studiert werden mußte; und ebenso war für die Periode der Erholung das Bild nur dann vollständig, wenn bei einigen der Versuche die Atmung sofort nach der Entfernung des Giftes beobachtet wurde. Beidemal wählte ich dann den folgenden Modus. Zunächst wurde der ganze Apparat mit Ausnahme des Kulturkolbens mit dem Pilze, der durch einen Nebenschluß ausgeschaltet war, durch mindestens halbstündiges in der Regel längeres Durchsaugen von kohlensäurefreier Luft gänzlich von diesem Gase befreit. Damit waren, ganz wie bei dem Vorstehenden, Störungen durch die mit den Flüssigkeiten eingebrachte Kohlensäure vermieden, und brauche ich darum auf die Gefäße *C*, *D*, *D*, die diesmal Cyankaliumlösung enthielten, keine Rücksicht mehr zu nehmen. Anders die Flaschen *F*, *F*, dieselben wirken, da sie zwischen Pilzdecke und Barytröhren eingeschaltet waren, auch durch Absorption der von der Pilzdecke ausgeatmeten Kohlensäure. Doch glaube ich, daß dieser Fehler nicht sehr ins Gewicht fällt, da nach dem Gesetz von Henry ein Gas nur seinem Partiärdruck entsprechend absorbiert wird, und danach um so weniger zurückgehalten, je weniger gebildet wird bezw. je geringer der Gehalt der Luft an Kohlensäure

ist. Außerdem waren die in Frage kommenden Flässigkeitsmengen (zusammen 90 ccm) auch zu gering, um einen großen Fehler hervorzurufen. Endlich kann ich auch die Versuchsresultate selber anführen, die ergaben, daß die Titerabnahme der Barytlösung in der ersten Stunde der Beobachtung nicht kleiner war, als in der zweiten, was doch der Fall sein mußte, wenn die zuerst gebildete Kohlensäure in merkbarer Weise durch die Silberlösung zurückgehalten wurde. Ebenso die Versuche, ohne die Flaschen C und D, D, in denen, um ein vollständiges Bild der Erholung zu bekommen, während dieser Periode auf die eben beschriebene Weise gearbeitet wurde, d. h. also durch Durchsaugen von kohlensäurefreier Luft eine vollkommene Entfernung dieses Gases angestrebt wurde. Es machte sich alsdann sofort nach Entfernung des Giftes und Wiedereinschalten der Decke auf giftfreier Nährlösung eine schwache CO_2-Produktion bemerkbar, die mit großer Gleichmäßigkeit anstieg. Allerdings bedingt hier bei steigender CO_2-Produktion die eingeschaltete Flüssigkeit einen geringen Fehler, da dann der Partiärdruck des Kohlendioxydes und damit auch die Absorption wächst, doch glaube ich, daß derselbe bei den geringen in Betracht kommenden Drucken und der kleinen Flüssigkeitsmenge vernachlässigt werden darf. Analoges ließe sich über den Einfluß der Nährlösung (150 ccm) sagen. Denn auch diese hätte in der ersten Stunde mehr Kohlensäure absorbieren müssen, als in der zweiten, was nicht beobachtet wurde. Die Kulturflasche mit dem Pilz wurde unmittelbar vor Beginn des Versuches durch energisches Lüften mittels einer Wasserstrahlluftpumpe von der angesammelten Atmungskohlensäure befreit, so daß damit also nur etwa 150 ccm Zimmerluft mit ca. 0,150 mg Kohlensäure eingebracht wurden und außerdem noch eine Spur in der Flüssigkeit gelöst. Daß die Pilzdecke selber nicht viel von diesem Gase enthielt, erweisen wieder die Versuchsresultate.

Zur Erläuterung des Gesagten sei mir gestattet, auf Versuch 9 hinzuweisen, in dem bei ganz gleicher Vorbehandlung in der ersten Stunde der Giftperiode eine Titerabnahme von 1,3[1]), in der zweiten — wo also Konstanz eingetreten sein mußte — von 0,7 zu verzeichnen war; während in der unmittelbar anschließenden Erholungsperiode die Abnahme 3,0 in der ersten und 3,5 in der zweiten Stunde betrug. Somit glaube ich mich zu der Annahme berechtigt,

1) Titerstellung der Säure: 1 ccm = 1 mg CO_2

daß die Fehlergrenze von 1,2 mg Kohlensäure bezw. eine dieser Menge entsprechende Titerabnahme, durch die eingeschalteten Apparate eine wesentliche Verschiebung nicht erfuhr. Auch kann ich endlich noch einen blinden Versuch mitteilen, bei dem, abgesehen davon daß die Pilzdecke fehlte, alles so angeordnet war wie sonst. Er ergab eine Titerabnahme von 1,1 ccm Säure in der ersten und 0,6 ccm in der zweiten Stunde, was sich mit obigen Angaben deckt.

Besprechung der Versuche.

Ich beginne mit den typisch abgelaufenen Versuchen sowohl für den O-Konsum als für die CO_2-Produktion, danach folgt eine kurze Übersicht über die zahlreichen zur Entscheidung der Frage nach einer eventuellen Giftgewöhnung angestellten. Die sich ergebenden allgemeinen Folgerungen und Ausblicke bilden dann den Schluß, wobei noch einige zur Aufklärung speziell interessierender Punkte ausgeführte Versuche mitgeteilt werden.

Bei der Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs ist dieser gleich der Volumabnahme gesetzt und in Kubikzentimetern bei 0^0 C und 760 mm Druck angegeben. Um vergleichbare Daten zu geben, ist in einer besonderen Kolumne der Konsum pro halbe Stunde, das gewöhnliche Beobachtungsintervall, mitgeteilt. Bei der Messung der Kohlensäureausscheidung bedeuten die Angaben Milligramm Kohlendioxyd pro Stunde. Über jedem Versuch findet sich die mittlere Temperatur, bei der er stattfand, die Dauer der Einwirkung des Giftes, sowie die Giftdosis mitgeteilt. Letztere ist in Gramm Cyankalium auf 150 ccm Nährlösung angegeben und bedeutet, da diese Flüssigkeitsmenge jeweils dem Pilz geboten wurde, die absolute Giftmenge. Die Konzentration ist daraus ohne weiteres zu berechnen. Das benutzte Cyankalium war ungefähr 50%ig bei den Versuchen 1 bis 16; bei den späteren stärker, ungefähr 90—100%ig. Da es mir nicht darauf ankam, die tödliche oder lähmende Dosis genau zu bestimmen, was auch bei den großen individuellen Verschiedenheiten bedeutende Schwierigkeiten geboten hätte, sah ich davon ab, bei jedem einzelnen Versuche die zeitraubenden Titrationen auszuführen.

Die mit einem Stern versehenen Versuche sind wegen mangelhafter Temperaturmessung nur qualitativ benutzbar. Für alle weiteren Einzelheiten verweise ich auf die beigefügten Tabellen.

A. Sauerstoffkonsum.

Versuch 1.

Temp. 18° C. Gabe: 0,0164 g KCN. NL.
Dauer der Giftwirkung: Nicht genau bestimmbar (siehe S. 431).

		Volum-Abnahme	
		Intervall	pro 1/2 Stunde
22. II. 04.	$12^{35}-1^{35}$	8,1	4,05
	$1^{35}-2^{05}$	4,0	4,0
	$3^{35}-4^{05}$	4,0	4,0
	KCN — zugesetzt:		
	$4^{20}-4^{50}$	1,7	1,7
	$4^{50}-5^{20}$	1,8	1,8
	$5^{20}-5^{50}$	2,7	2,7
	$5^{50}-6^{20}$	3,0	3,0
	$6^{20}-6^{50}$	4,3	4,3
	$6^{50}-7^{20}$	4,6	4,6
	$7^{20}-9^{50}$	24,3	4,9

und dann nach einem vorübergehenden Sinken auf 3,2 ccm infolge O-Mangels (S. 418) am folgenden Tage wieder 4,8 ccm O-Konsum pro halbe Stunde. Die Atmung wurde mithin auf 42 % der Norm herabgesetzt.

Versuch 2.

Temp. 18° C. Gabe: 0,1412 g KCN. NL. Dauer der Einwirkung: 1 Stunde.

	Volum-Abnahme		
	Intervall	pro 1/2 Stunde	
23. II. 04. $3^{00}-3^{30}$	3,4	3,4	
$3^{30}-4^{00}$	4,2	4,2	
Zufügen von KCN:			
$4^{18}-4^{48}$	+ 0,3	+ 0,3	Das Plus-Zeichen deutet hier und später eine scheinbare Volum-Zunahme, wohl durch Fehler in der Temperatur-Bestimmung bedingt.
$4^{48}-5^{18}$	— 0,2	— 0,2	
Ausgewaschen:			
$5^{36}-6^{06}$	+ 0,1	+ 0,1	
$6^{06}-6^{36}$	— 0,6	— 0,6	
$6^{36}-8^{10}$	6,3	1,9	
$8^{10}-10^{00}$	11,2	3,0	
10^{00}—24. II. 9^{40}	69,5	3,0	O_2-Mangel.
$9^{55}-10^{55}$	5,9	3,0	
$10^{55}-11^{25}$	3,6	3,6	

Hier war also eine vollkommene Sistierung erreicht; der Versuch wird darum bei der Diskussion der Frage nach dem Stillstand der Atmung besprochen werden.

Versuch 6.

Temp. 17,5° C. Gabe: 0,1412 g KCN. NL II. Dauer der Einwirkung: 1½ Stunden.

		Volum-Abnahme	
		Intervall	pro ½ Stunde
10. III. 04.	9^{20}—9^{50}	3,1	3,1
	9^{50}—10^{20}	4,9	4,9
	KCN-Zusatz:		
	10^{35}—11^{05}	0,05	0,05
	11^{05}—11^{35}	0,3	0,3
	11^{35}—12^{05}	0,5	0,5
	Ausgewaschen:		
	12^{10}—12^{35}	1,9	2,3
	12^{35}—1^{05}	2,6	2,6
	1^{05}—2^{40}	7,7	2,4

Auf dem Stand von 2,5 ccm pro ½ Stunde blieb die Atmung bis 4 Uhr 20 Min. und ebenso von 9—10 am folgenden Vormittag. Es hatte also ein Sinken auf 7% der Norm stattgefunden.

Versuch 94.

Temp. 24,3° C. Gabe: 0,200 g KCN. NL. Dauer der Einwirkung: 3¼ Stunden.

		Volum-Abnahme	
		Intervall	pro ½ Stunde
14. I. 05.	10^{10}—10^{40}	5,9	5,9
	10^{40}—11^{10}	5,9	5,9
	KCN-Zusatz:		
	11^{25}—11^{55}	1,2	1,2
	11^{55}—12^{25}	1,0	1,0
	12^{25}—12^{55}	0,9	0,9
	12^{55}—1^{55}	1,2	0,6
	1^{55}—2^{25}	1,1	1,1

Mithin ein Absinken auf 18%.

Versuch 92.

Temp. 18° C. Gabe: 0,200 g KCN. NL III. Dauer der Einwirkung 3 Stunden.

		Volum-Abnahme	
		Intervall	pro ½ Stunde
22. XI. 04.	11^{25}—11^{55}	4,8	4,8
	11^{55}—12^{25}	5,6	5,6
	KCN-Zusatz:		
	2^{45}—3^{15}	0,3	0,3
	3^{15}—3^{45}	0,2	0,2
	3^{45}—4^{15}	0,4	0,4
	4^{15}—4^{45}	0,1	0,1
	4^{45}—5^{15}	0,7	0,7

		Volum-Abnahme Intervall	pro $^1/_2$ Stunde
	Ausgewaschen:		
22. XI. 04.	$5^{45}-6^{15}$	0,6	0,6
	$6^{15}-8^{05}$	6,5	1,8
23. XI. 04.	$9^{05}-9^{35}$	3,3	3.3
	$9^{35}-10^{05}$	4,6	4,6
	$10^{05}-10^{35}$	4,0	4,0

Also ein Herabgehen auf $6^1/_2$ %.

Versuch 86.

Temp. 16° C. Gabe: 0,200 g KCN. NL. II. Dauer der Einwirkung: 3—$3^1/_2$ Stunden.

		Volum-Abnahme Intervall	pro $^1/_2$ Stunde
15. XII. 04.	$9^{30}-10^{00}$	2,0	2,0
	10^{00} 10^{30}	3,0	3,0
	$10^{30}-11$	3,4	3,4
	KCN-Zusatz:		
	$11^{10}-11^{40}$	verunglückt.	
	$11^{40}-12^{10}$	0,6	0,6
	$12^{10}-12^{40}$	0,3	0,3
	$12^{40}-1^{10}$	0,5	0,5
	$1^{10}-1^{40}$	0,1	0,1
	$1^{40}-2^{10}$	0,3	0,3
	Ausgewaschen. (Von 2^{15} ab auf giftfreier Lösung):		
	$3^{20}-3^{50}$	1,3	1,3
	$3^{50}-4^{20}$	2,0	2,0
	$4^{20}-5^{20}$	3,2	1,6
16. XII. 04.	$8^{55}-9^{55}$	5,7	2,9
	KCN-Zusatz:		
	$10^{25}-10^{55}$	0,7	0,7
	$10^{55}-11^{25}$	0,8	0,8
	$11^{25}-11^{55}$	0,3	0,3
	$11^{55}-12^{25}$	0,5	0,5
	$12^{25}-12^{55}$	0,7	0,7
	Ausgewaschen. (Von 1^{00} ab auf giftfreier Lösung):		
	$2^{55}-3^{25}$	2,2	2,2
	$3^{25}-3^{55}$	1,6	1,6
	$4^{55}-4^{25}$	2,5	2,5

Also ein Sinken auf 13 bezw. 21 %.

Diesem letzteren Versuche entspricht noch eine größere Anzahl anderer, die bei der Diskussion der Frage nach der Giftgewöhnung mitgeteilt werden sollen.

Versuch 96.

Temp. 17,5° C. Gabe: 0,800 g KCN. NL. Dauer der Giftwirkung: 2 Stunden.

	Volum-Abnahme Intervall	Volum-Abnahme pro ½ Stunde
13. II. 05. $9^{18}-9^{48}$	2,7	2,7
$9^{48}-10^{18}$	3,3	3,3
$10^{18}-10^{48}$	4,9	4,9
KCN-Zusatz:		
$11^{05}-11^{35}$	0	0
$11^{35}-12^{05}$	0,2	0,2
$12^{05}-12^{35}$	0,4	0,4
$12^{35}-1^{05}$	0,5	0,5
Ausgewaschen:		
$1^{30}-2^{00}$	0,9	0,9
$2^{00}-2^{30}$	1,8	1,8
$2^{30}-3^{30}$	4,8	2,4

Dann sukzessive 2, 2; 2, 2; 2, 1; und am folgenden Vormittag 1, 5; 3, 0; 2, 3; und 3,2.

Die Atmungsintensität unter dem Einfluß des Giftes (stärkste benutzte Dosis) betrug also etwas über 7 % der Norm.

Zum Schluß dieser Reihe füge ich noch einen Versuch an, bei dem die Nährlösung bei derselben Zusammensetzung wie gewöhnlich an Stelle von Rohrzucker Traubenzucker enthielt. Das Resultat stimmt vollkommen mit dem der übrigen überein.

Versuch 88.

Temp. 17° C. Gabe: 0,200 g KCN. NL. (Mit Traubenzucker.)
Dauer der Einwirkung: 2 Stunden.

	Volum-Abnahme Intervall	Volum-Abnahme pro ½ Stunde
12. XII. 04. $11^{00}-2^{00}$	19,9	3,3
KCN-Zusatz:		
$2^{20}-2^{50}$	0,5	0,5
$2^{50}-3^{20}$	0,5	0,5
$3^{20}-3^{50}$	0,5	0,5
$3^{50}-4^{20}$	0,2	0,2
Ausgewaschen:		
$4^{50}-5^{20}$	0,6	0,6
$5^{20}-5^{50}$	1,0	1,0
$5^{50}-6^{20}$	1,6	1,6
13. XII. 04. $9^{30}-10^{30}$	4,6	2,3

B. Kohlensäureproduktion.

Genau in der gleichen Weise wurde auch die CO_2-Produktion herabgesetzt, wie die folgenden Versuche ergeben. Vorausschicken möchte ich denselben, daß sie durchgängig weit größere Übereinstimmung zeigen, als die zur Messung des O-Konsums angestellten, und daß Versuche, deren Deutung eine gewisse Schwierigkeit bietet und die für jene Anordnung noch zu besprechen sind, hier überhaupt nicht vorkommen.

Versuch 3.

Gabe: 0,100 g KCN. NL III. Dauer der Einwirkung: 2 Stunden.

14. VII. 04.	$11^{55}-12^{55}$	Normal	21,05 mg CO_2 pro Stunde
	$4^{50}-5^{50}$	KCN.	3,85 „ „ „ „
	$5^{50}-6^{50}$	KCN.	5,85 „ „ „ „

Versuch 2.

Gabe: 0,200 g KCN. NL III. Dauer der Giftperiode: 2 Stunden.

13. VII: 04.	11—12	Normal	18,45 mg CO_2 pro Stunde
	4—5	KCN.	1,23 „ „ „ „
	5—6	KCN.	0,85 „ „ „ „
14. VII. 04.	$9^{50}-10^{50}$	Normal	22,65 „ „ „ „

Also ein Rückgang bis in die Grenzen der Versuchsfehler.

Versuch 5.

Gabe: 0,200 g KCN. NL III. Dauer der Einwirkung: 2 Stunden.

3. XI. 04.	$1^{10}-2^{10}$	Normal	21,5 mg CO_2 pro Stunde
	$2^{45}-3^{45}$	KCN.	2,1 „ „ „ „
	$3^{45}-4^{45}$	KCN.	2,7 „ „ „ „
	$4^{55}-5^{55}$	Normal	8,0 „ „ „ „
	$6^{07}-7^{07}$	Normal	13,2 „ „ „ „
5. XI. 04.	$4^{30}-5^{30}$	Normal	24,3 „ „ „ „

Versuch 6.

Gabe: 0,200 g KCN. NL III. Dauer der Einwirkung: 2 Stunden.

7. XI. 04.	$9^{50}-10^{50}$	Normal	19,5 mg CO_2 pro Stunde
	$1^{25}-2^{25}$	KCN.	2,9[1] „ „ „ „
	$2^{25}-3^{25}$	KCN.	1,8[2] „ „ „ „
	$4^{15}-5^{15}$	Normal	7,6 „ „ „ „
	$5^{15}-6^{15}$	Normal	13,0 „ „ „ „

1) Es fallen Spuren von $BaCO_3$ aus, da es versäumt wurde, die Flasche mit der Pilzdecke zu lüften.

2) Die Barytlösung blieb vollkommen klar.

Versuch 7.

Gabe: 0,200 g KCN. NL III. Dauer der Einwirkung: 2 Stunden.

9. XI. 04.	12^{05}—1^{05}	Normal	14,4 mg CO_2 pro Stunde
	3^{30} - 4^{30}	KCN.	(2,4)[1] „ „ „ „
	4^{30} — 5^{30}	KCN.	1,8 „ „ „ „
	6^{05}—7^{05}		6,3 „ „ „ „

Versuch 9.

Gabe: 0,400 g KCN. NL. Dauer der Einwirkung: 2 Stunden.

11. II. 05.	9^{15}—10^{15}	Normal	14,8 mg CO_2 pro Stunde
	11^{30}—12^{30}	KCN.	1,3 „ „ „ „
	12^{30}—1^{30}	KCN.	0,7 „ „ „ „
	2—3	Normal	3,0 „ „ „ „
	3—4	Normal	3,5 „ „ „ „
	4—5	Normal	4,5 „ „ „ „
	5—6	Normal	4,5 „ „ „ „
12. II. 05.	10^{30}—11^{30}	Normal	19,0 „ „ „ „

Versuch 10.

Gabe: 0,400 g KCN. NL. Dauer der Einwirkung: 2 Stunden.

19. II. 05.	9^{55}—10^{55}	Normal	13,1 mg CO_2 pro Stunde
	11^{40}—12^{40}	KCN.	1,9 „ „ „ „
	12^{40} – 1^{40}	KCN.	1,7 „ „ „ „
	3^{04} — 4^{04}	Normal	2,8 „ „ „ „
	4^{04} – 5^{04}	Normal	6,2 „ „ „ „
20. II. 05.	10^{10} – 11^{10}	Normal	8,6 „ „ „ „

Versuch 11.

Gabe: 0,400 g KCN. NL. Dauer der Einwirkung: 2 Stunden.

26. II. 05.	11^{10}—12^{10}	Normal	9,1 mg CO_2 pro Stunde
	2^{40} – 3^{40}	KCN.	1,1 „ „ „ „
	3^{40} – 4^{40}	KCN.	0,8 „ „ „ „
27. II. 05.	9^{50}—10^{50}	Normal	8,1 „ „ „ „

Es tritt mithin bei all diesen Versuchen, wenn man zunächst von der Frage der Sistierung gänzlich absieht, unter der Einwirkung des Cyankaliums eine sehr starke Depression sowohl des O-Konsums wie der CO_2-Produktion ein, so daß beide Phasen des Gasaustausches — ohne Rücksicht auf Fehlerquellen, die den Ausschlag vergrößern — auf 5—6% (auch weniger, Versuch 2) des normalen Wertes herabgesetzt werden. Es ergibt diese Tatsache dann auch sofort die Berechtigung meiner früheren Ausführung, daß die durch die eingetretene Temperaturänderung, sowie die möglicherweise durch

1) Ungenau, da kurze Zeit infolge falscher Hahnstellung von Kohlensäure nicht befreite Luft durchpassierte.

Wechsel zwischen Licht und Dunkelheit verursachten Schwankungen den erhaltenen Ausschlägen gegenüber vernachlässigt werden dürfen.

Diese starke Atmungsdepression als Absterbeerscheinung zu deuten ist unzulässig, denn einmal tritt sie ausnahmslos unmittelbar nach dem Zufügen des Giftes in voller Stärke ein, derart, daß sie schon im ersten Beobachtungsintervall sich in ihrer ganzen Ausdehnung zu erkennen gibt; und dann konnte, worauf ganz besonders Wert gelegt werden muß — abgesehen von wenigen noch zu besprechenden Versuchen — eine vollkommene Erholung nach Entfernung und Auswaschen des Giftes früher oder später beobachtet werden. Diese Erholungsperiode ist für die CO_2-Produktion besonders sorgfältig im Versuch 9 studiert worden. Derselbe zeigt mit großer Schärfe das sofort nach dem Verbringen der Decke auf giftfreie Lösung einsetzende, langsame Ansteigen von 0,7 mg letzte Stunde der Giftperiode auf 3; 3,5; und 4,5; 4,5, während am nächsten Vormittag die normale CO_2-Produktion wieder Platz gegriffen hatte. Dasselbe Bild ergeben für den O-Verbrauch besonders schön Versuch 86 I mit 0,3 [1]) 1,3; 2,0; 1,6 und Versuch 2 mit 0,2 0,1; 0,6; 1,9; 3,0. Weniger deutlich z. B. Versuch 6, wo sofort nach Entfernung des Giftes die Atmung mit etwa der Hälfte der früheren Intensität einsetzte, und dauernd auf diesem niederen Stande verblieb. Hier muß schon, wie in einer Anzahl noch zu erwähnender Versuche, mit einer bleibenden Schädigung gerechnet werden. Zu Versuch I, bei dem ein Abgießen der mit Cyankalium versetzten Lösung nicht vorgenommen wurde und trotzdem die normale, ja eine dieselbe überschreitende Atmung wieder eintrat, ist Folgendes zu bemerken. Die Nährlösung war in diesem Falle schwach angesäuert, wodurch bewirkt wurde, daß die geringe Menge Blausäure sehr bald in die Kalilauge überdestillierte, ein Vorgang, der durch die, wenn auch nur in stark herabgesetztem Maße, gebildete Kohlensäure beschleunigt werden mußte. Die Folge davon war, daß die Nährlösung sehr bald giftfrei wurde und dann in den normalen Verhältnissen naturgemäß auch die frühere Atmungsintensität wieder erreicht wurde. Überschritten wurde die Norm nach meinem Dafürhalten aber nicht, denn die Steigerung von 4 auf 4,6 mag mit der Temperaturerhöhung begründet werden und die Zahl 4,9 am folgenden Tag mit dem Wachstumszuwachs in 24 Stunden (ver-

1) Die durch Umrahmung hervorgehobenen Zahlen stellen Angaben für die Giftperiode dar, während die andern sich auf normale Perioden beziehen.

gleiche Versuch 16 der Tabellen). Es wurde somit eine Steigerung der Atmungsintensität nach Entfernung des Giftes weder in diesem noch in einem anderen Falle mit Bestimmtheit beobachtet und findet wohl unter dem Einfluß von Blausäure bezw. Cyankalium überhaupt nicht statt. Daß das Wiederanwachsen des Gasaustausches zur früheren Größe wirklich als eine Rückkehr der Atmung des gesamten Mycels bezeichnet werden muß und nicht etwa durch ein Auswachsen von überlebenden Teilen, die durch irgend einen Zufall vor der Zerstörung durch das Gift bewahrt blieben, oder ein Auskeimen von Sporen oder endlich gar durch Bakterienentwicklung vorgetäuscht wurde, ergibt sich aus folgenden Erwägungen. Die Rückkehr zur Norm vollzieht sich sehr rasch, so daß die Zeit, in der dieses angenommene Wachstum sich vollziehen müßte, im Versuch 86 I nur etwa 1 1/2 Stunden; bei Versuch 92 zwölf Stunden; im Versuch 2 etwa 4—5 Stunden betragen dürfte, während bei den Versuchen 6 und 86 II, wo eine eigentliche Erholungsperiode nicht vorhanden war, gar keine Zeit dafür übrig bleibt.

Dasselbe gilt in vollem Umfange für die CO_2-Produktion, wie unter anderem besonders schön die Ergebnisse des Versuches 9 beweisen. Ein so schnelles Auswachsen überlebender Teile, daß dadurch die beobachtete starke Atmung erklärt werden könnte, muß in einem derart kurzen Zeitraume als unmöglich bezeichnet werden. In noch höherem Maße gilt dies für Bakterienentwicklung aus der Decke anhängenden[1]) Sporen oder vegetativen Stadien, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß weder die Temperatur (Zimmertemperatur) noch das Nährsubstrat (neutrale oder saure Lösung) eine rasche Vermehrung der Bakterien begünstigte. Ein Versuch bestätigte in vollem Maße die Richtigkeit dieser Ausführung. Ich wählte den Pilz des Versuches 12, bei dem die Rückkehr zur normalen Atmungsintensität besonders lang auf sich warten ließ. Derselbe hatte vor der Vergiftung 7,7 ccm Sauerstoff pro 1/2 Stunde verbraucht. Die Giftperiode selbst ist wegen ungenügender Temperaturmessung nur qualitativ benutzbar und ergab die gewöhnliche starke Depression. Nach Entfernung des Giftes wurden die folgenden Werte für den Sauerstoffverbrauch für die 1/2 Stunde gefunden: 0,7; 0,2; 0,2; und während der Nacht aus 15 Stunden berechnet 1,2 (durch O-Mangel; Partiärdruck ca. 30 mm Hg, siehe S. 418). Am folgenden Vormittag endlich 5,6 aus 1 1/2 stündiger Beobachtung berechnet. Dann wurde die Decke, nachdem

1) Die zugefügte Nährlösung war immer steril.

sie längere Zeit in der Nährlösung kräftig hin und her geschwenkt war, entfernt und dieselbe Lösung ohne die Decke wieder unter die Glocke gebracht. Die danach gefundenen Zahlen für die Volumänderungen sind: + 0,4; 0,0; + 0,3; — 0,06 (aus 14 Stunden gleich 1,6); — 0,47 (aus 7 Stunden gleich 6,0). Es war also eine ganz minimale Atmung 0,06 etwa 1 % des unmittelbar vorher bei Gegenwart der Decke gefundenen Wertes 16 Stunden nach Wegnahme des Pilzes d. h. also volle 18 Stunden von dem Zeitpunkte an, wo die Decke auf die untersuchte Nährlösung versetzt wurde, zu beobachten. Im Verlauf von abermals 6—7 Stunden, d. h. also nach 22—23 (bezw. 24—26) Stunden stieg dann der Sauerstoffkonsum auf 0,47 ccm also etwa 8 % der Norm. Es hatte sich aber auch bis dahin aus den beim energischen Abschwenken der Decke in der Nährlösung verteilten Sporen bereits wieder eine dünne Pilzhaut auf der Flüssigkeit gebildet, weshalb der Versuch nicht weiter fortgesetzt wurde. Seinen Zweck, mir ein Bild von dem Einfluß des von auskeimenden Sporen oder sich entwickelnder Bakterienvegetation verursachten Fehlers zu geben, hat er trotz der erwähnten ungenauen Temperaturmessung erfüllt, indem er zeigte, daß ein Wiederanwachsen der Atmung zur Norm innerhalb 24 Stunden (und noch mehr) durch die angeführten Faktoren nicht vorgetäuscht werden kann, und zwar sind die Ergebnisse derart, daß sie jede andere Deutung mit völliger Bestimmtheit ausschließen.

Die Umkehrung der eben durchgeführten Betrachtung ergibt auch ohne weiteres die für die Erklärung der Mechanik der Blausäurewirkung bedeutungsvolle Tatsache, daß die Atmungsdepression wirklich dadurch zustande kommt, daß jede einzelne Zelle unter dem Einfluß des Giftes mit geringerer Intensität atmet als vorher und nachher, und nicht etwa dadurch, daß bei gleicher Atmungsintensität der Einzelzelle die Anzahl der atmenden Zellen eine Abnahme erfahren hat.

Vor kurzem haben Polowzoff[1]) und Nabokich[2]) darauf aufmerksam gemacht, daß ein großer Teil der Kohlensäure, die bei Untersuchungen über die Atmung keimender Samen usw. gefunden worden ist, durch die Tätigkeit von Spaltpilzen gebildet worden sei. Dieser Einwurf trifft für meine Versuche, wie die

1) Zit. nach Nabokich; vgl. auch Bot. Centralbl., Bd. 93, 1903, S. 462.

2) Über den Einfluß der Sterilisation der Samen auf die Atmung. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Bd. 21, 1903, S. 279.

obigen Darlegungen ergeben, nicht zu; denn bis zu Beginn des Versuches hatte ich eine Reinkultur in Händen und die Keime, die unzweifelhaft während desselben in die Nährlösung gelangten, konnten sich unmöglich so rasch vermehren, als es erforderlich ist, wenn ein nennenswerter Bruchteil des gefundenen Gasumsatzes ihrer Tätigkeit zugeschrieben werden soll. Will man aber trotzdem diese unwahrscheinliche Annahme machen, so kommt man über die Folgerung nicht hinaus, daß eben die Atmung der Bakterien genau in der gleichen Weise beeinflußt wurde, wie die von *Aspergillus.*

Ich lasse nunmehr diejenigen Versuche folgen, in denen der Pilz längere Zeit (9—21 Stunden) auf der Giftlösung verblieb.

Versuch 15*.

Temp. 24° C. Gabe 0,100 g KCN. NL. III. Dauer der Einwirkung 21 Stunden.

	Volum-Abnahme	
	Intervall	pro ½ Stunde
6. VII. 04. 10^{25}—10^{55}	5,6 ccm	5,6 ccm
10^{55}—12^{25}	22,9 „	7,6 „
KCN-Zusatz:		
4^{10}—4^{40}	+ 0,2 ccm	+ 0,2 ccm
4^{40}—5^{10}	+ 0,1 „	+ 0,1 „
5^{10}—5^{40}	— 0,5 „	— 0,5 „
5^{40}—6^{10}	— 0,3 „	0,3 „
6^{10}—7. VII. 8^{20}	23,5 „	0,8 „
8^{20}—9^{20}	1,7 „	0,8 „
9^{20}—10^{25}	3,2 „	1,6 „
10^{25}—12^{45}	7,2 „	1,5 „
Ausgewaschen:		
3^{25}—3^{55}	2,9 ccm	2,9 ccm
3^{55}—4^{25}	4,4 „	4,4 „
4^{25}—4^{55}	2,9 „	2,9 „

Versuch 13*.

Temp. 25° C. Gabe 0,200 g KCN. NL. III. Dauer der Einwirkung 14½ Stunden.

	Volum-Abnahme	
	Intervall	pro ½ Stunde
17. VI. 04. 6^{25}—6^{55}	4,5 ccm	4,5 ccm
KCN-Zusatz:		
7^{23}—7^{53}	+ 0,3 ccm	+ 0,3 ccm
7^{53}—18. VI. 8^{30}	— 2,2 „	— 0,09 „
8^{30}—9^{00}	+ 0,2 „	+ 0,2 „
9^{00}—10^{00}	+ 0.3 „	+ 0,15 „

	Volum-Abnahme	
	Intervall	pro $^1/_2$ Stunde
Ausgewaschen:		
18. VI. 04. 10^{40}—6^{40}	— 0,3 ccm	— 0,02 ccm
6^{40}—19. VI. 9^{00}	— 29,3 „	1,0 „
9^{00}—9^{30}	2,1 „	2,1 „
9^{30}—10^{00}	1,8 „	1,8 „
10^{00}—10^{30}	1,5 „	1,5 „
10^{30}—2^{05}	14,7 „	2,1 „

Diese beiden Versuche leiden unter mangelhafter Temperaturbestimmung. Sie ergeben beide eine nur sehr unvollkommene und langsame Erholung. Zu Versuch 15, bei dem eine schwache Atmung schon vor der Entfernung des Giftes sich allmählich verstärkend wieder auftrat, ist dasselbe zu bemerken wie S. 431 zu Versuch I und genügt darum der Hinweis auf das dort gesagte.

Im Gegensatz zu den beiden eben mitgeteilten Versuchen konnte in den nunmehr folgenden eine Erholung überhaupt nicht beobachtet werden.

Versuch 99.

Temp. 16—17° C. Gabe 0,200 g KCN. NL. Dauer der Einwirkung 19 Stunden.

	Volum-Abnahme	
	Intervall	pro $^1/_2$ Stunde
14. II. 05. 2^{25}—2^{55}	3,7 ccm	3,7 ccm
2^{55}—3^{25}	3,4 „	3,4 „
3^{25}—3^{55}	3,4 „	3,4 „
KCN-Zusatz:		
4^{10}—4^{40}	0,2 ccm	0,2 ccm
4^{40}—5^{40}	0,6 „	0,3 „
5^{40}—6^{40}	0,9 „	0,45 „
6^{40}—15. II. 9^{10}	3,6 „	0,13 „
9^{10}—9^{40}	0,4 „	0,4 „
9^{40}—10^{10}	0 „	0 „
10^{10}—10^{40}	0 „	0 „
10^{40}—11^{10}	0,1 „	0,1 „
Ausgewaschen:		
11^{52}—12^{22}	0 ccm	0 ccm
12^{22}—12^{52}	0,2 „	0,2 „
12^{52}—2^{12}	0,4 „	0,1 „
2^{12}—4^{40}	0,6 „	0,15 „
4^{40}—16. II. 8^{30}	4,3 „	0,13 „
8^{30}—10^{00}	0,05 „	0,02 „

Versuch 100.

Temp. 18° C. Gabe: 0,500 g KCN. NL. Dauer der Einwirkung: 9 Stunden.
Sehr dicke Decke

	Volum-Abnahme	
	Intervall	pro ½ Stunde
20. II. 05. 10^{05}—10^{35}	2,4	2,4
10^{35}—11^{05}	3,7	3,7
KCN-Zusatz:		
11^{30}—11^{45}	0,2	0,3
11^{45}—1^{45}	1,6	0,4
1^{45}—2^{15}	0,2	0,2
2^{15}—2^{45}	0,3	0,3
2^{45}—3^{15}	0,3	0,3
3^{15}—3^{45}	0,3	0,3
3^{45}—4^{15}	0,2	0,2
4^{15}—5^{15}	0,6	0,3
5^{15}—8^{15}	1,0	0,17
Ausgewaschen:		
8^{40}—21. II. 9^{10}	5,4	0,2
9^{10}—2^{10}	1,6	0,16
2^{10}—4^{10}	0,7	0,2
4^{10}—22. II. 9^{00} V.	9,3	0,3

Versuch 97.

Temp. 18°. Gabe: 0,400 g KCN. NL. Dauer der Einwirkung: 19 Stunden.

	Volum-Abnahme	
	Intervall	pro ½ Stunde
13. II. 05. 2^{23}—3^{23}	12,8	6,4
KCN-Zusatz (Destilliertes Wasser):		
3^{40}—4^{10}	verunglückt	
4^{10}—4^{40}	0,9	0,9
4^{40}—5^{10}	0,7	0,7
5^{10}—5^{40}	0,9	0,9
5^{40}—8^{05}	1,1	0,2
8^{05}—14. II. 9^{00}	+ 1,2	
9^{00}—10^{30}	0	0
Ausgewaschen:		
11—12	+ 0,5	
12—2^{30}	0,02	
2^{30}—3^{30}	+ 0,3	
3^{30}—4^{30}	+ 0,2	
4^{30}—15. II. 9^{15}	— 1	

Also bei längerer Dauer der Giftwirkung trat niemals eine vollkommene Erholung ein. Versuch 15 zeigt ein Wiederanwachsen der Atmungsintensität auf 50% der Norm; jedoch ist gerade bei ihm die lange Dauer der Einwirkung nicht mit Bestimmtheit erwiesen, aus den S. 431 und 435 angeführten Gründen. Bei Versuch 13 konnte nach 24 Stunden eine Atmung von etwa 40% der normalen Stärke beobachtet werden, also eine starke dauernde Schädigung, während die Versuche 99, 100 u. 97 überhaupt kein Wiederauftreten der Atmung zeigten. Denn der geringfügige Sauerstoffkonsum, der z. B. bei Versuch 100 etwa 24—36 Stunden nach Entfernung des Giftes zu bemerken war, kann im Hinblick auf die Ergebnisse des Versuches 12 ganz gut mit einem Auskeimen von Sporen erklärt werden, wie S. 432, 433 des näheren ausgeführt wurde.

Das Studium des Verhaltens von *Aspergillus niger* bei längerer Dauer der Giftwirkung bestätigt also vollkommen die bekannte Tatsache, daß eine größere Giftdosis bei nur kurzer Einwirkung weniger schädigt als eine verhältnismäßig geringe bei längerer Dauer[1]). Zum Beweise vergleiche man nur die eben erwähnten Versuche mit den früher aufgeführten; besonders mit Nr. 96 für den O-Konsum und Nr. 9, 10 u. 11 für die CO_2-Produktion, in denen Dosen von 0,4—0,8 g Cyankalium bei 2stündiger Einwirkung ohne dauernde Schädigung ertragen wurden, während bei längerer Berührung schon 0,2 g tödlich wirkten. Die Frage, ob diese energische Wirksamkeit damit erklärt werden kann, daß die andauernde Herabsetzung oder Sistierung der Atmung für sich allein unter den gegebenen Bedingungen das Leben vernichtet, oder ob daneben noch ein zweiter langsamer verlaufender Eingriff des Cyankaliums angenommen werden muß, der den Tod herbeiführt, wird später zu diskutieren sein.

Zu Versuch 97 muß noch bemerkt werden, daß hierbei das Gift nicht in einer Nährlösung, sondern in destilliertem Wasser gelöst, verabreicht wurde, so daß das endliche völlige Ausklingen der Atmung auch auf Mangel an Nähr- bezw. Atmungsmaterial zurückgeführt werden könnte. Dieser Annahme widerspricht aber Versuch 95, wo innerhalb von $3^1/_2$ Stunden auf destilliertem Wasser fast 26 ccm Sauerstoff durch den an Intensität langsam abnehmenden Atmungsprozeß verbraucht wurden, mithin Oxydationsmaterial in genügender Menge für einen derartigen Konsum im Mycel vor-

1) Vgl. auch Overton, Studien über die Narkose. Jena, 1901, S. 105 u. 106.

handen war. Beim Versetzen auf Nährlösung stieg der Sauerstoffkonsum sofort wieder, nachdem er überhaupt nur auf 60—70 % der Norm zurückgegangen war. Im Versuch 97 dagegen wurden bei 19stündigem Verbleib auf destilliertem Wasser mit Cyankalium nur 3,3 ccm Sauerstoff aufgenommen, woraus also gefolgert werden darf, daß das Absterben in diesem Versuch nicht durch Nahrungsmangel herbeigeführt wurde. Zu diesem Schluß berechtigen auch die Angaben Kosinskis[1]), der *Aspergillus niger* 24 Stunden und länger auf mit den vorher benutzten Nährlösungen isotonen Salzlösungen verweilen ließ und wohl einen starken Rückgang der Atmung, niemals aber ein Absterben innerhalb dieser Zeit beobachtete.

Einige Versuche, in denen ein einmal mit Cyankalium behandelter Pilz, nachdem er sich wieder erholt hatte, bei einer zweiten Applikation einer sonst wirksamen Dosis überhaupt nicht mehr reagierte, veranlaßten mich, eine Reihe von Versuchen zur Aufklärung der Frage anzustellen, ob eine Giftgewöhnung stattfinde. Ein solches Verhalten zeigte vor allem der Pilz von Versuch I. Nachdem seine Atmung unter Einfluß von 0,0164 g KCN in 150 ccm NL. vorübergehend auf 50 % der Norm gesunken war, zeigte er überhaupt keine Empfindlichkeit mehr, und wurde sein Sauerstoffkonsum weder durch 0,0800 g KCN am folgenden Tage, noch später durch 0,1412 g (nach 4 und 5 Tagen) beeinflußt. Ich teile diese Beobachtungen nicht ausführlicher mit, da ich bei diesen ersten Versuchen noch nicht alle Nebenumstände genügend berücksichtigte, wie Reaktion der Nährlösung, Entwicklungszustand des Pilzes, vielleicht auch Reinheit, Bakterienfreiheit, der Kultur usw.

Ganz ähnlich verliefen die Versuche 9, 10 und 92, über die Einzelheiten in den angefügten Tabellen sich finden, hier begnüge ich mich, die Zahlen für den Sauerstoffkonsum für die halbe Stunde anzugeben, wobei wiederum die umzogenen Ziffern die Giftperiode bedeuten.

Versuch 9, 10.

1., 2. V. 04.	5,4	6,1	+ 0,5	+ 0,1	+ 03	— 3,5	4,4	4,7	3,1	|3,9

Versuch 92.

22. XI. 04.	4,8	5,6	0,3	0,2	0,4	0,1	0,7	0,6	1,8	3,3	4,6
23. XI. 04.	4,0	4,2	4,4	5,2	Neuer KCN-Zusatz	|5,5	6,2				

1) Die Atmung bei Hungerzuständen usw. bei *Aspergillus niger*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, S. 137.

Da beim Öffnen jeder Geruch nach Blausäure fehlte, wurde der Pilz lediglich auf neue Nährlösung übertragen, das Auswaschen unterblieb jedoch. Am folgenden Vormittag sah der Pilz sehr schlecht aus, war ohne Turgeszenz und atmete nicht mehr (Volumabnahme in einer halben Stunde 0,1 ccm).

Der erste der eben angeführten Versuche bewog mich nun, eine ganze Anzahl ähnlicher anzustellen, zu denen auch Nr. 92 gehört. Sie ergaben mit Ausnahme der eben angeführten übereinstimmend, daß eine Gewöhnung an das Gift in der kurzen Zeit der Versuche nicht stattfindet.

Zunächst zwei im Sommer angestellte Versuche, die ich, da sie wegen der ungenauen Temperaturmessung nur qualitativ benutzbar sind, unter Hinweis auf die Tabellen in derselben kurzen Form hier wiedergebe, wie die letzt besprochenen.

Versuch 11.

6. VI. 04. 3,9 6,5 6,9 + 1,3 0 − 0,1 + 1,6 − 0,1 0,6 1,6 2,5

7. VI. 04. 6,05 7,2 6,2 + 0,4 − 0,3 0,3 1 2,4

Versuch 14.

30. VI. 04. 2,5 4,5 + 1,8 − 0,5 + 0,3 + 0,3 1,2 1,0 2,2[1])

1. VII. 04. 2,8[1]) 3,2 5,0 0 0 1,1 0,6 0,5

Im folgenden Versuch wurden zwei gleichalte, ganz genau unter den gleichen Verhältnissen gezüchtete Decken nebeneinander untersucht, derart, daß am ersten Tage im Versuch A der eine Pilz 3 Stunden lang mit Cyankalium behandelt wurde, der andere nicht. Am zweiten Tage, nachdem sich der vergiftete Pilz vollständig erholt hatte, wurden 300 ccm einer cyankaliumhaltigen Nährlösung hergestellt und jede der Decken mit 150 ccm derselben in Berührung gebracht.

Versuch 86.

Temp. 16° C. Gabe: 0,200 g KCN. NL. II.
Dauer der Einwirkung: A 3 und $2^1/_2$ Stunden, B $2^1/_2$ Stunden.

		Volum-Abnahme Intervall	Volum-Abnahme pro $^1/_2$ Std.		Volum-Abnahme Intervall	Volum-Abnahme pro $^1/_2$ Std.
	A.				B.	
15. XII. 04.	9^{30}—10^{00}	2,0	2,0			
	10^{00}—10^{30}	3,0	3,0			
	10^{30}—11^{00}	3,4	3,4	9^{45}—12^{15}	11,5	2,8

1) Sauerstoff-Mangel.

		Volum-Abnahme			Volum-Abnahme	
		Intervall	pro $^1/_2$ Std.		Intervall	pro $^1/_2$ Std.
	A.			B.		
	KCN-Zusatz:					
15. XII. 04.	$11^{10}—11^{40}$	verunglückt				
	$11^{40}—12^{10}$	0,6	0,6			
	$12^{10}—12^{40}$	0,3	0,3			
	$12^{40}—1^{10}$	0,5	0,5			
	$1^{10}—1^{40}$	0,1	0,1			
	$1^{40}—2^{10}$	0,3	0,3			
	Ausgewaschen:					
	$3^{20}—3^{50}$	1,3	1,3			
	$3^{50}—4^{20}$	2,0	2,0			
	$4^{20}—5^{20}$	3,2	1,6			
16. XII. 04.	$8^{55}—9^{55}$	5,7	2,9	$9^{00}—10^{00}$	7,1	3,55
	KCN-Zusatz:			KCN-Zusatz:		
	$10^{25}—10^{55}$	0,7	0,7	$10^{40}—11^{10}$	0,9	0,9
	$10^{55}—11^{25}$	0,8	0,8	$11^{10}—11^{40}$	0,6	0,6
	$11^{25}—11^{55}$	0,3	0,3	$11^{40}—12^{10}$	0,4	0,4
	$11^{55}—12^{25}$	0,5	0,5	$12^{10}—12^{40}$	0,6	0,6
	$12^{25}—12^{55}$	0,7	0,7	$12^{40}—1^{10}$	0,5	0,5
	Ausgewaschen:			Ausgewaschen:		
	$2^{55}—3^{25}$	2,3	2,3	$3^{10}—3^{40}$	1,9	1,9
	$3^{25}—3^{55}$	1,6	1,6	$3^{40}—4^{10}$	2,5	2,5
	$3^{55}—4^{25}$	2,5	2,5	$4^{10}—4^{40}$	2,1	2,1

Genau in der gleichen Weise wurde im folgenden Versuch verfahren.

Versuch 90.

Temp. 18° C. Gabe: A 0,150 u. 0,200 g KCN. B 0,200 g NL. II.
Dauer: A $2^1/_4$ und 3 Stunden, B $2^1/_2$ Stunden.

		Volum-Abnahme			Volum-Abnahme	
		Intervall	pro $^1/_2$ Std.		Intervall	pro $^1/_2$ Std.
	A.			B.		
8. XII. 04.	$10^{05}—11^{25}$	9,0	3,0	$11^{06}—12^{30}$	12,9	4,3
	0,150 g KCN:					
	$12^{10}—12^{40}$	0,5	0,5			
	$12^{40}—1^{10}$	0,4	0,4			
	$1^{10}—1^{40}$	0,4	0,4			
	Ausgewaschen:					
9. XII. 04.	$9^{45}—11^{15}$	13,9	4,6	$9^{55}—11^{25}$	16,9	5,6
	0,200 g KCN:			0,200 g KCN:		
	$11^{45}—2^{45}$	5,7	1,0	$12^{17}—2^{47}$	4,1	0,8

Das nämliche Resultat ergab endlich Versuch 91 mit folgenden Zahlen:

2. XII. 04. 3,5 3,6 | — 0,6 0,9 0,5 | 1,3 1,8

3. XII. 04. 3,2 2,9 3,6 3,6 | 1,1 1,8 0,4 1,9

Hierbei war merkwürdigerweise am Ende der ersten Giftperiode der Geruch nach Blausäure verschwunden, am Ende der zweiten noch sehr stark vorhanden.

Eine Gewöhnung an das Gift fand also nicht statt, denn gerade die Fälle, in denen mit besonderer Sorgfalt und vergleichend Pilze auf der gleichen Entwicklungsstufe untersucht wurden, ergaben unzweifelhaft die gleiche Empfindlichkeit für die vorbehandelte und die nicht vorbehandelte Decke. Doch glaube ich nicht, daß in den zuerst mitgeteilten Fällen allein der Unterschied im Entwicklungszustand für die Abweichung verantwortlich gemacht werden kann. Man könnte auch annehmen, daß unter dem Einfluß des Giftes Säuren (Milchsäure könnte sich ja aus Zucker ohne O_2-Aufnahme und CO_2-Abgabe bilden) gebildet wurden, die irgendwie eingreifen. Aber es bleibt damit unerklärt, warum in anderen Fällen das Ergebnis nicht das gleiche war.

Die Frage, ob unter dem Einflusse des Cyankaliums tatsächlich ein vorübergehender vollkommener Stillstand der Atmung möglich ist, kann natürlich nur mit der Einschränkung beantwortet werden, daß ein Zurückgehen bis in die Fehlergrenzen festgestellt wurde. Dabei liegt die Hauptschwierigkeit darin, daß es sich als unmöglich herausstellte, die Periode der Giftwirkung über einen längeren Zeitraum auszudehnen, da dann eine vollkommene Erholung nicht mehr eintrat. Je länger aber die Beobachtungsintervalle waren, um so geringer wurde der Einfluß der Versuchsfehler, besonders des durch ungenaue Temperaturmessung veranlaßten, während bei den kürzeren Perioden, an die ich mich allein halten kann, die Abweichungen sich in höherem Maße fühlbar machen.

Für die Entscheidung der vorliegenden Frage kommen nur die gänzlich einwandfreien Versuche in Betracht und war gleicherweise Bedingung, daß eine vollkommene Erholung folgte. Diesen strengsten Anforderungen genügen von den Versuchen zur Bestimmung des O-Konsumes 2, 6, 86 A u. B, 90 A u. B, 92 I, 94 u. 96.

Es mußten somit vor allem, wie schon mitgeteilt, die sämtlichen im Sommer angestellten Versuche als nicht hinreichend exakt ausgeschlossen werden. Im folgenden wird es genügen, wenn ich

nur die Perioden der Giftwirkung ins Auge fasse und für die weiteren Angaben auf früher mitgeteiltes, sowie die angefügten Tabellen verweise.

Mit Sicherheit wurde ein die Fehlergrenzen überschreitender O-Konsum gemessen im Versuch 94 (Volumabnahme während der Giftperiode 5,4 ccm), der im Raum für konstante Temperatur des Leipziger botanischen Institutes angestellt wurde und bei dem alle benutzten Gegenstände und Flüssigkeiten durch vorherigen zwölfstündigen Aufenthalt in demselben Raum und auf der gleichen Höhenlage auf die Temperatur des Wasserbades gebracht wurden.

Ebenso bei Versuch 92 I (Volumabnahme 1,7 ccm) in dem das Wasser des Bassins vor dem Einbringen der Glocke auf Zimmertemperatur erwärmt wurde und alsdann während des Versuches und auch noch drei Stunden danach seine Temperatur nicht änderte.

Wahrscheinlich auch in 86 A u. B und 90 A u. B mit Volumabnahmen von 1,8; 3,0; 3,0 u. 1,3; 5,7; 4,1 während der Giftperioden. Doch darf anderseits bei diesen letztgenannten Versuchen keinesfalls diese ganze Volumabnahme auf Rechnung des O-Konsums gesetzt werden, sondern nach den Ergebnissen der Kontrollversuche müssen mindestens 1,7—1,8 ccm davon auf das Konto der Versuchsfehler geschrieben werden.

Der Fehlergrenze sehr nahe, wenn er nicht in dieselbe fällt, kommt Versuch 96, Volumabnahme 1,1 ccm, von denen wenigstens 0,8 ccm auf Rechnung der Fehler gehören.

In den Versuchen 2 und 6 endlich blieb die Volumabnahme innerhalb des Rahmens der Versuchsfehler.

Überblickt man demnach die Resultate der Versuche zur Bestimmung des O-Konsums, so ergibt sich, daß eine Sistierung nicht mit aller Schärfe nachgewiesen werden konnte. Denn die Versuche, in denen ein an sich unbedeutender aber doch zuverlässig die Fehlergrenze überschreitender O-Konsum blieb, machen diejenigen zweifelhaft, in denen die Volumabnahme auf oder unter diese Grenze sank; zumal einige der mit den größten Kautelen angestellten Versuche gerade zu den ersteren gehören. Doch möchte ich nicht unterlassen, auch darauf aufmerksam zu machen, daß in den Versuchen 6 und 96 tatsächlich Wasser- und Quecksilberniveau im Steigrohr bis zu 3/4 Stunden vollständig stillstanden und nur durch die Berücksichtigung der etwas steigenden Temperatur des Wasserbades die gefundene geringe Volumabnahme berechnet wurde. Da aber,

wie schon mehrfach mitgeteilt, der Ausgleich durch das dicke Glas sich nur sehr langsam vollzog, spricht dies wieder zu gunsten einer tatsächlichen Sistierung, besonders in Versuch 96, wo die ganze Schwankung während der Giftperiode knapp einen Teilstrich betrug.

Möglicherweise verhält es sich mit dieser Atmungssistierung durch Cyankalium resp. Blausäure wie mit der Lähmung des Wachstums durch erhöhte Temperatur, d. h. liegt hier wie dort der Punkt, bei dem lediglich Stillstand und der, bei dem bereits eine dauernde Schädigung eintritt, sehr nahe zusammen, sodaß gewissermaßen nur ein ganz verschwindendes Intervall für die Beobachtung bleibt. Da außerdem noch die individuelle Widerstandsfähigkeit sehr verschieden ist, bleibt es mehr oder minder einem gewissen Zufall überlassen, ob man gerade den richtigen Punkt (Dosis) trifft.

Anderseits könnte man aber auch an Oxydationen denken, die nicht eigentlich vital sind, und bei denen ausschließlich schon früher gebildete Sauerstoff-Affinitäten gesättigt werden. Etwa an Oxydationen, wie sie auch postmortal eintreten können und in der Tat eintreten. Vielleicht deuten darauf die Versuche 99, 100, in denen keine wirkliche Erholung eintrat, aber doch nach Auswaschen des Giftes noch längere Zeit eine kontinuierliche geringe Volumabnahme zu bemerken war. Dieselbe war auch annähernd von der gleichen Größe, wie die während der Giftperiode abgelesenen, und ging mit der Zeit — die Beobachtung konnte hierbei viel länger ausgedehnt werden — beträchtlich über die Fehlergrenzen hinaus, um dann, wenigstens im Versuch 99 (Versuch 100 wurde nicht weiter beobachtet) langsam auszuklingen.

Schließlich könnte auch noch an eine Mitwirkung der Konidien gedacht werden. Ich habe eingangs mitgeteilt, daß die von mir benutzten Decken nur hier und da Konidienfleken zeigten. Immerhin aber waren solche doch vorhanden und bei der größeren Widerstandsfähigkeit von Ruhezuständen, wie Samen usw.[1]) könnte der Sauerstoffkonsum auf deren Rechnung gesetzt werden, besonders da sie auch weniger unmittelbar mit dem Gifte in Berührung kamen.

Vergleichen wir damit die Ergebnisse der Versuche nach der Methode von Pettenkofer-Pfeffer, so finden wir auch in diesem Falle die Übereinstimmung größer. Unzweifelhaft bis in den Bereich der Fehlergrenze ging die Kohlensäureproduktion zurück in den Versuchen 2, 9 und 11 mit folgenden Titerabnahmen des Barytwassers:

1) Siehe S. 455.

Versuch 2	I.	Stunde	1,23
	II.	„	0,85
Versuch 9	I.	„	1,30
	II.	„	0,7
Versuch 11	I.	„	1,1
	II.	„	0,8

Sie betrug in einem Kontrollversuch, in dem nur die Pilzdecke fehlte, während KCN in der Nährlösung vorhanden war, I. Stunde 1,1 II. Stunde 0,6 und darf die Fehlergrenze durch die Manipulationen, wie noch weitere Versuche lehrten, maximal mit 1,2 mg angenommen werden. Nur unbedeutend wird diese Zahl überschritten in den Versuchen 7 (II. Stunde) 1,8[1]) und Nr. 10 mit 1,9 bezw. 1,7 mg. Wie leicht derartige Unregelmäßigkeiten eintreten können, lehrt Versuch 6, in dem es versäumt wurde, das Kulturgefäß mit der Pilzdecke durch kurzes intensives Lüften von der angesammelten Kohlensäure zu befreien. Es ergab sich dann eine Titerabnahme von 2,9 für die erste und 1,8 für die zweite Stunde. Dasselbe mag im ersten überhaupt angestellten Versuch (1) der Fall sein, in dem diese Fehlerquelle noch nicht genügend beachtet wurde. Es bleibt noch Versuch Nr. 5 mit 2,1 und 2,7 Titerabnahme. Es schlagen also alle Fehler nur nach der einen Seite aus, was aber, wie Pfeffer des näheren ausgeführt hat, als er bei der Prüfung der Frage, ob eine postmortale CO_2-Ausscheidung stattfinde, einer ähnlichen Sachlage gegenüberstand[2]), lediglich durch die Methode selbst bedingt ist, bei der eine Abweichung nach der anderen Richtung, Zunahme des Titers, nur durch Flüssigkeitsverdunstung in der Barytröhre hervorgerufen werden könnte. Für die Annahme einer solchen fehlt aber besonders bei der Berücksichtigung der Konzentration der vom Luftstrom passierten Flüssigkeiten jede Voraussetzung.

Somit kann mit Bestimmtheit behauptet werden, daß die CO_2-Produktion in dem größeren Teil der Versuche bis in die Grenze der unvermeidlichen Fehler zurückging. Ich würde auch nicht anstehen, dieses Zurückgehen als vollständige Sistierung anzusprechen, wenn nicht die Versuche zur Bestimmung des O-Konsums zu einer gewissen Vorsicht mahnten. Es erinnern meine Ergebnisse an die

---

1) In der ersten Stunde (2,4) wurde infolge falscher Hahnstellung ganz kurze Zeit nicht von Kohlensäure befreite Luft durchgeleitet.

2) Oxydationsvorgänge. S. 503.

Befunde Fiechters[1]), der fand, daß die Sauerstoffatmung der Hefe auf Trockensubstanz bezogen gegen Blausäure zehnmal resistenter ist als das Gärungsvermögen (CO_2-Produktion), und der darum einen Zustand der Hefenzelle annimmt in dem sie gärungsunfähig ist, aber noch atmet.

Mit der Reserve, die durch die vorausgehenden Überlegungen geboten erscheint, möchte ich darum die Resultate dahin zusammenfassen, daß es wohl gelingt, die Kohlensäureausscheidung zu sistieren, daß dies aber für den Sauerstoffkonsum nicht mit Sicherheit möglich war und somit die Möglichkeit bleibt, daß gewisse Oxydationen noch im Mycel ablaufen, die aber nicht bis zur Bildung von Kohlendioxyd führen, sondern bei denen die Oxydation schon früher, etwa auf der Stufe von Milchsäure, Oxalsäure und dergl. Halt macht. Es konnte hier eine definitive Entscheidung nicht getroffen werden, da die Zeit der Giftwirkung und mithin mit Rücksicht auf den geringen O-Konsum auch die Menge dieser event. gebildeten Substanzen viel zu klein gewesen wäre, um einen sicheren Nachweis zu gestatten; besonders wenn sie, wie etwa Oxalsäure bei Asparaginernährung auch normaler Weise entstehen[2]). Immerhin kam ich in einzelnen Fällen der Atmungssistierung so nahe, als es die Versuchsanordnung und die Widerstandsfähigkeit des Materials zuließen; und der Einwand, daß eine praktisch unmeßbare Atmung stattgefunden habe, läßt sich auch bei weiterer Verfeinerung der Methodik niemals ganz beseitigen, zumal da eine länger dauernde Giftwirkung ausnahmslos den Tod zur Folge hat.

Beiläufig möchte ich noch mitteilen, daß im großen und ganzen die jüngeren Stadien prompter reagierten, sich empfindlicher zeigten als ältere.

Die Mechanik der Blausäure- bezw. Cyankaliumvergiftung.

Die Versuche, die Giftigkeit einer Substanz einfach mit dem Hinweis auf ihre chemischen Qualitäten zu erklären, führen zur Zeit noch nicht zum Ziele. Gewiß, wenn wir einen erschöpfenden Einblick in den Mechanismus des Lebensgetriebes besäßen, müßte sich der Einfluß eines Stoffes von bekannten chemischen Eigenschaften voraussagen lassen, aber auch nur dann, und bekanntlich

1) Über den Einfluß der Blausäure auf Fermentvorgänge. (Basel 1875.) S. 42.

2) Siehe Emmerling: Zentralbl. f. Bakteriologie usw. II. Bd. 10, S. 273 und Wehmer: Botan. Zeitung (1891), S. 233.

sind wir davon noch so ungemein weit entfernt, daß es sich heute nicht einmal mit Sicherheit voraussagen läßt, ob dieses Endziel jeder Physiologie jemals erreicht werden wird. Bei diesem Status ist es also unerläßlich, ein Gift physiologisch eingehend zu untersuchen und danach erst hat der Vergleich mit seinem chemischen Verhalten Berechtigung. Es hängt ja auch die chemische Wirkung eines Stoffes nicht nur von seinen Qualitäten ab, sondern ebenso von denen des Körpers, auf den er und der damit auch auf ihn einwirkt. Ich erinnere z. B. nur an das Verhalten des Wasserstoffsuperoxydes, das, obwohl in der Regel ein Oxydationsmittel, doch eine Anzahl von Oxyden bezw. Superoxyden reduziert und von ihnen reduziert wird; also je nach der Natur der mit ihm in Reaktion tretenden Körper eine ganz verschiedene Wirkung äußert[1]). Es erhellt daraus schon die Unsicherheit von Vorhersagen auf Grund rein chemischer Befunde, zumal wenn man sich klar macht, daß nicht auf ein Gemenge von in einem Gleichgewichtszustand befindlichen Stoffen eingewirkt wird, sondern ein Eingriff in ein rastloses Getriebe von Auf- und Abbau, Oxydation und Reduktion erfolgt. Als Beispiel, wie ungleich chemisch einander sehr nahe stehende Körper im Organismus umgewandelt werden und damit auch gewirkt haben, sei noch das Verhalten des Schwefels im Gegensatz zu dem des Selens und Tellurs angeführt. Denn während ersterer zumeist als Schwefelsäure oder Sulfat, also stark oxydiert, ausgeschieden wird, tritt umgekehrt bei Darreichung von Selen- oder Tellursäure eine Reduktion derart ein, daß Selen und besonders Tellur in elementarer Form in den Geweben abgelagert werden, von denen das letztere noch langsam in Tellurmethyl umgesetzt wird[2]).

Ein jeder Versuch, die Wirkung der Blausäure auf den Organismus zu erklären, muß vor allem der Tatsache gerecht werden, daß sie für alle Lebewesen ohne Ausnahme ein tödliches Gift ist. Damit wird die vorübergehend von Hoppe-Seyler[3]) angedeutete Möglichkeit, ihre Wirkungsweise sei analog der des Kohlenoxydes, indem sie, wie dieses durch die Bildung von Kohlenoxydhaemo-

---

1) Vergl. hierüber die Arbeiten von Baeyer und Villiger in den Berichten der deutschen chemischen Gesellschaft Bd. 33 (1900) S. 2488 und Bd. 34 (1901) S. 749 und 2769.

2) Hofmeister: Archiv für experiment. Phatologie und Pharmakologie Bd. 33, S. 198, zitiert nach Kunkel: Handbuch der Toxikologie (Jena 1899) Bd. I, S. 365.

3) Zitiert nach Gaethgens: Zur Lehre der Blausäurevergiftung. Hoppe-Seylers: Medizin.-chem. Untersuchungen Heft 3, S. 328 u. 329.

globin, gleicherweise durch das Eingehen einer Verbindung mit dem Haemoglobin die Regeneration des Oxyhaemoglobins verhindere oder herabsetze und damit den Tod infolge von Sauerstoffmangel herbeiführe, zu eng. Sie wird außerdem durch die Beobachtung widerlegt, daß diese in vitro darstellbare Verbindung im Blute mit Blausäure vergifteter Organismen nicht gefunden werden konnte[1]). Heute findet man darum in den Lehrbüchern der Toxikologie, die gleichfalls auf Hoppe-Seyler[2]) zurückgehende, durch die experimentellen Arbeiten von Gaethgens[3]) und namentlich Geppert[4]) gestützte Annahme, die Blausäure bewirkte eine innere Erstickung der Gewebezellen bei Anwesenheit von überschüssigem Sauerstoff, da durch ihre Gegenwart die Oxydationsfähigkeit der Gewebe gelähmt werde, was sich in vermindertem O-Verbrauch und herabgesetzter CO_2-Produktion äußert. So konstatierte Geppert in einzelnen Fällen ein Zurückgehen bis auf ca. 25% des normalen Wertes für den O-Konsum. Diese Resultate dürfen nach früheren Untersuchungen Preyers[5]) unbedenklich auf Frösche (Poikilotherme) übertragen werden, da Zillessen[6]) nachgewiesen hat, daß der Unterschied, der in der Farbe des arteriellen Blutes von Warm- und Kaltblütern in späteren Stadien der Blausäurevergiftung bemerkbar wird, nur durch die Verschiedenheit der Körpertemperatur hervorgerufen wird und sich durch Erwärmen der Frösche beseitigen läßt[7]). Ganz in derselben Weise werden pflanzliche Organismen ergriffen, wie die mitgeteilten Versuche für *Aspergillus niger* mit aller Schärfe ergeben, und wie von Schönbein, A. Mayer[8]) und Fiechter[9]) für Hefe angegeben wird. Für nicht beweisend halte ich die Versuche A. Mayers mit Tropaeolum[10]) aus den S. 412 angeführten Gründen und vor allem darum, weil eine Erholung nicht beobachtet wurde. Auch seine Versuche mit Elodea[11]) haben

---

1) Hoppe-Seyler, In seinen medizin.-chem. Untersuchungen Heft 2, S. 207; auch Kunkel: Toxikologie S. 504.

2) Medizin.-chem. Untersuchungen: Heft 1, S. 140.

3) Hoppe-Seylers medizin.-chem. Untersuchungen: Heft 3, S. 325.

4) Zeitschrift für klin. Medizin Bd. 15 (1889), S. 208 u. 307.

5) Die Blausäure (Bonn 1870), S. 57.

6) Zeitschrift für physiolog. Chemie Bd. 15 (1891), S. 403.

7) Vgl. auch J. Loeb, Biochemische Zeitschrift Bd. I, S. 183 (Seeigeleier).

8) Landwirt. Versuchsstationen Bd. 23, S. 339 ff..

9) Einfluß der Blausäure auf Fermentvorgänge. Diss., Basel 1875, S. 14—32.

10) a. a. O. S. 375—337.

11) a. a. O. S. 338.

nur unter der Voraussetzung Gültigkeit, daß man aus dem Aufhören der Plasmaströmung auf die Lähmung der Atmung schließen darf.

Daß die Resistenz bei ganz gleichartiger Wirkung im einzelnen sehr verschieden ist, darf nicht Wunder nehmen und läßt sich ganz ungezwungen damit erklären, daß eben die Organismen gegen eine starke Depression der Atmung nicht alle in gleicher Weise empfindlich sind, wie dies auch Preyer (l. c. S. 58) für Warmblüter und Frösche durchführt[1]). Verhältnismäßig starke Dosen bezw. lange Einwirkung scheinen Samen zu erlauben, wovon noch die Rede sein soll.

Außerdem werden für die Erklärung der Giftwirkungen die Beobachtungen an Enzymen von Bedeutung sein. Denn während die hydrolysierenden wie Pepsin[2]), das proteolytische Enzym der Nepenthes Kannen[3]), Hefenendotryptase[4]), ferner Diastase[5]) sich gegen Blausäure derart widerstandsfähig erwiesen, daß z.B. Fiechter wie Hahn es offen lassen, ob die beobachtete schwache Wirkung nicht einfach als Säurewirkung zu deuten sei, sind Katalasen [des Malzauszuges[6]), des Blutes[7]), des Hefepreßsaftes[8]) in Abrussamenextrakt[9]), Rizin[10]), Emulsin und Pankreasferment[11])] gegen dieses Gift ungemein empfindlich, ebenso Zymase[12]). Es handelt sich dabei jedoch nicht um eine Zerstörung des Fermentes, sondern nur um dessen vorübergehende Inaktivierung, und wenn die Blausäure entfernt wurde — etwa durch Luftdurchleiten — kehrte die frühere Wirksamkeit zurück. Es erscheint mir die Tatsache beachtenswert,

---

1) Einige Tatsachen über die Empfindlichkeit verschiedener Organismen gegen Blausäure finden sich bei Loew, Natürliches System der Giftwirkungen (München 1893), Seite 54.

2) Fiechter a. a. O. S. 9 und Schützenberger, Compt. rend. T. 115 S. 208 (zit. nach Hahn, siehe unten).

3) Vines Annales of Botany Bd. 11 (1897), S. 571, 572.

4) Hahn, In Buchner und Hahn Zymasegärung (München 1903) S. 315.

5) Fiechter a. a. O. S. 12.

6) Schaer, Über Einwirkungen des Cyanwasserstoffes usw. auf Enzyme, auf keimfähige Pflanzensamen und auf niedere Pilze (Zürich 1891), S. 6. Dort auch die älteren Angaben Schönbeins.

7) Schönbein, Journal für prakt. Chemie I, 105, S. 202 (zit. nach Bredig anorgan. Fermente S. 68).

8) Buchner, Zymasegärung S. 76.

9) Schaer, a. a. O. S. 7.

10) Schaer, a. a. O. S. 10.

11) Jakobson, Zeitschrift für physiolog. Chemie Bd. 16, S. 366.

12) Buchner, Zymasegärung S. 181.

daß gerade die Hydroperoxyd zerlegenden Enzyme, also auch wohl die für den Atmungsprozeß wichtigen Peroxydasen, ebenso wie Zymase besonders stark und transitorisch gelähmt werden, genau in der gleichen Weise wie die Atmung selber, dagegen die anderen Enzyme nicht oder nur unbedeutend ergriffen werden.

Ich halte es darum für nicht unwahrscheinlich, daß der Wirkung auf die Atmung und der auf die Katalasen die gleichen Vorgänge zugrunde liegen, ohne daß es zurzeit möglich wäre, etwas Bestimmteres darüber auszusagen, besonders auch deshalb, weil die Rolle, die die Oxydasen, Peroxydasen usw. beim Atmungsprozeß spielen, trotz eifriger Bemühungen einer ganzen Anzahl von Forschern noch zu wenig aufgeklärt ist.

Kontrovers scheint dagegen die Frage, ob auch die Blausäure-Lähmung anorganischer Wasserstoffsuperoxyd-Katalysatoren (kolloidaler Metallösungen usw.[1]) auf die gleichen Ursachen zurückzuführen sei, zumal im Hinblick auf die Angaben von A. S. Loevenhart[2]), daß Blausäure auch beschleunigend auf die Wasserstoffsuperoxyd-Zersetzung und auf damit verbundene Oxydationen wirkt, nämlich dann, wenn diese durch Eisen oder Kupfer bezw. deren Salze bewirkt werden. Außerdem gibt Liebermann[3]) als charakteristischen Unterschied zwischen den aus Organismen gewonnenen Katalasen und anorganischen Katalysatoren des Wasserstoffsuperoxydes an, daß letztere aktivierten Sauerstoff enthielten, erstere nicht.

Aber abgesehen von diesen Spekulationen bleiben zunächst noch zwei Fragen zu beantworten.

I. Ist diese durch das ganze Organismenreich zu beobachtende Atmungslähmung durch Blausäure wirklich primäre Giftwirkung oder erst sekundär die Folge einer solchen. Und II. falls dies zutrifft, kann damit allein die Giftigkeit der Blausäure genügend erklärt werden, oder sind Gründe zur Annahme vorhanden, daß noch anderweitige Nebenwirkungen auftreten, die nicht als direkte Folgen dieser Atmungshemmung anzusehen sind.

Zur Beantwortung der ersten Frage sind Beobachtungen an Blausäure allein nicht ausreichend, sondern mußte tunlichst ein anderer die Atmung gleichfalls aber nicht primär beeinflussender

1) Bredig, Anorganische Fermente (Leipzig 1901), S. 68.

2) A. S. Loevenhart, Über die Beschleunigung gewisser Oxydationsreaktionen durch Blausäure. Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft Bd. 39 (1906), S. 130.

3) Liebermann, Beiträge zur Kenntnis der Fermentwirkungen. Pflügers Archiv Bd. 104 (1904) S. 119 u. 176.

Stoff zum Vergleich herangezogen werden. Einen solchen erblicke ich im Äthyl-Äther. Die Literatur ergibt für dieses Gift eine starke Steigerung des respiratorischen Gasaustausches bei Pflanzen als Nachwirkung; außerdem während der Giftperiode eine Steigerung für kleinere Dosen, eine Abnahme für größere. Ganz besonders muß ich die Resultate Kosinskis[1]) erwähnen, da sie gleichfalls an *Aspergillus niger* gewonnen wurden. Kosinski fand die größte Steigerung (25,5%) der CO_2-Produktion — nur diese wurde gemessen — bei einem Gehalt der Nährlösung von 0,5 Vol.-% Äther, bei 2% gleichfalls eine Zunahme von 15,9%, bei 3% annähernd Gleichbleiben (Abnahme 3,8%), dagegen bei 5% eine starke Hemmung um etwa 40%, während bei 7 und 8% nur noch Spuren von Kohlensäure ausgeschieden wurden.

Diesen Rückgang halte ich mich für berechtigt, im Gegensatz zu dem unter dem Einfluß der Blausäure wahrgenommenen, als typische Absterbeerscheinung (Sekundär-Wirkung) und nicht als primäre Giftwirkung zu deuten. Daran wird natürlich durch die Tatsache, daß bei nicht zu weit vorgeschrittenem Vergiftungsstadium eine Erholung eintreten kann, nichts geändert. Es spricht für meine Annahme schon der Versuch 58 Kosinskis (Gabe 5 Vol.-% Äther), in dem während der Giftperiode die Kohlensäureausscheidung von 4,3 auf 3,6; 3,2; 2,9 mg pro Stunde sukzessive zurückging, während sie vor dem Giftzusatz 6,2 mg betragen hatte. Übereinstimmende Resultate ergaben eigene Versuche.

Es wurde dabei lediglich die CO_2-Abgabe gemessen, nach dem Verfahren von Pettenkofer-Pfeffer in der üblichen Anordnung. Vor die U-Röhren mit Kalilauge wurden zwei große (annähernd Liter-) Flaschen mit Ätherwasser der gleichen Konzentration, wie in der Nährlösung des Pilzes, vorgelegt und alle halben Stunden ausgewechselt. Um zu verhüten, daß überdestillierender Äther Baryumhydroxyd ausfälle[2]) und dadurch eine Abnahme des Titers herbeigeführt werde, wurde in die Pettenkofer-Röhren mit Äther gesättigtes Barytwasser eingeführt. Dasselbe konnte jedoch nur dann zur Verwendung gelangen, wenn die Nährlösung des Pilzes stark ätherhaltig war und auch die beiden oben erwähnten Vorlagen angehängt wurden. Sonst erhielt man durch Ätherverdunstung einen Fehler, der sich bei dem ersten Versuch,

---

1) a. a. O.

2) Pfeffer, Oxydationsvorgänge, S. 508.

in dem der Pilz anscheinend nicht mehr atmete, als eine Zunahme des Titers zu erkennen gab.

Versuch 3.

Gabe: 7% (Vol.) Äther. Dauer der Einwirkung: 1 Stunde.

2. XII. 04.	$11^{25}-12^{25}$	Normal	15,7 mg CO_2
	$2^{50}-3^{50}$	7% Äther	3,7 „ „
	$4^{12}-5^{12}$	Normal	1,0 „ „

Versuch 4.

Gabe: 7% (Vol.) Äther. Dauer der Einwirkung: 1 Stunde.

5. XII. 04.	$10^{30}-11^{30}$	Normal	16,4 mg CO_2
	$2^{05}-3^{05}$	7% Äther	1,7 „ „
	$4^{05}-5^{05}$	Normal	1,1 „ „
	$5^{20}-6^{20}$	Normal	0,6 „ „
6. XII. 04.	4—5	Normal	1,0 „ „

Versuch 5.

Gabe 6% (Vol.) Äther. Dauer der Einwirkung: 2 Stunden.

23. II. 05.	$9^{55}-10^{55}$	Normal	13,3 mg CO_2
	$11^{20}-12^{20}$	6% Äther	5,8 „ „
	$12^{20}-1^{20}$	6% Äther	1,2 „ „
	$3^{43}-4^{43}$	Normal	3,2 „ „
25. II. 05.	10—11	Normal	1,0 „ „

Am 26. II. der Pilz untergetaucht, tot.

Da die Decke nach den Versuchen jedesmal schlaff, ohne Turgeszenz, war, konnte trotz des bekannten raschen Eindringens von Äther in lebende Zellen an eine Schädigung durch Differenzen des osmotischen Druckes gedacht werden, die besonders beim Auswaschen — höherer Druck im Innern — gefährlich sein konnten[1]). Es wurde darum in Versuch 4 durch ganz allmähliches Ersetzen der Ätherlösung durch normale Nährlösung ein schroffer Übergang vermieden, ohne daß sich ein Unterschied gegenüber den anderen Versuchen ergeben hätte. Auch war der Pilz in der Regel schon vor dem Auswaschen ohne Turgor.

Mit den angeführten Versuchen stimmt noch überein Versuch 2, bei dem die Atmung während der Ätherperiode selbst nicht beobachtet wurde, aber auch durch zweistündiges Verweilen auf 7%iger Ätherlösung eine so weitgehende Schädigung eintrat, daß nach 24 Stunden nur 3,0 bezw. 2,8 mg Kohlensäure ausgeschieden wurden.

1) Vgl. die Versuche Kosinskis Nr. 22, 23, 24.

Es trat also in keinem einzigen der untersuchten Fälle eine vollkommene Erholung in der Weise ein, wie ich sie beim Cyankalium beobachten konnte. Somit gewinnt Kosinskis Vermutung, die bei seinen Versuchen nach 24 Stunden wieder festgestellte CO_2-Ausscheidung sei durch Konidienauskeimung hervorgerufen, bedeutend an Wahrscheinlichkeit. Daß er alsdann höhere Zahlen erhalten mußte als ich — leider hat er für diese Erholung Quantitatives nicht mitgeteilt — ist einleuchtend, da er bei günstigeren Temperaturen (30—35° C.) züchtete, und seine Decken schon 3—4, zuweilen sogar nur 2 Tage nach der Sporenaussat benutzen konnte, während die meinigen erst nach 10 Tagen dazu brauchbar waren[1]).

Außerdem war in den Ätherversuchen niemals wie beim Cyankalium die Hemmung unmittelbar nach dem Zufügen des Giftes in voller Stärke vorhanden. Besonders die Versuche mit schwächeren Gaben Nr. 5 mit 6 % und Kosinskis Versuch Nr. 58 (5 %) zeigen sehr schön eine allmähliche Abnahme, die schließlich zum Ausklingen führt, im deutlichen Gegensatz etwa zu Versuch 3 mit 0,100 g KCN nach der Pettenkofer-Methode.

Es ergeben sich mithin folgende Differenzen in der Wirkung der beiden Substanzen.

Cyankalium: 1. Die lähmende Wirkung tritt unmittelbar nach dem Zufügen des Giftes in voller Stärke auf.

2. Es wird, wenn die Giftperiode nicht zu lange Zeit (etwa 2—4 Stunden) gedauert hat, vollkommene Erholung beobachtet.

Äther: 1. Die Herabsetzung der Atmung ist bei geringen Dosen eine langsame, derart, daß in jedem folgenden Beobachtungsintervall weniger CO_2 ausgeschieden wird als im vorausgegangenen.

2. Wenn die CO_2-Abgabe unter dem Einfluß des Giftes ganz aufgehört hatte, trat nie mehr eine vollkommene Erholung ein.

Diese Differenzen, die für die Ätherwirkung typische Absterbebilder liefern, berechtigen mich zu dem Schlusse, daß die Wirkung des Äthers auf die Atmung keine primäre sondern eine sekundäre Erscheinung sei, daß also die Atmung infolge anderweitiger Schädigung herabgesetzt werde. Der gleiche Gegensatz veranlaßt mich,

---

1) Beiläufig will ich noch darauf hinweisen, daß der Vergleich der Ätherversuche ohne Erholung mit den Cyankaliumversuchen mit vollkommener Erholung ein weiteres Argument für meine Ausführungen zu liefern geeignet ist, daß die Rückkehr der Atmung zur vorherigen Intensität nicht durch Konidienauskeimung usw. vorgetäuscht, sondern tatsächlich als ein Wiedererwachen der Atmung jeder Einzelzelle anzusehen ist.

auch die Wirkung des Cyankaliums als primäre anzusprechen, d. h. hier wird zunächst die Atmung gelähmt und dadurch andere Vorgänge nachträglich in Mitleidenschaft gezogen.

Die Unterscheidung wird durch die Tatsache nicht gestört, daß bei größeren Dosen auch die Wirkung des Äthers auf die Atmung augenblicklich bemerkbar wird, denn dies trifft bei starken Gaben für fast sämtliche Gifte zu und ist, wenn eine Erholung nicht eintritt, zur Erklärung der Wirkungsweise nicht verwertbar.

Weiter sprechen noch für eine primäre Wirkung des Cyankaliums auf den respiratorischen Gaswechsel die schon erwähnte Gleichartigkeit in der Wirkung auf alle Lebewesen, sowie die Hemmung der Katalasen und Zymase. In bezug auf letztere ist von Interesse, daß Zymasegärung und Gärung durch lebende Hefe in der gleichen Weise beeinflußt werden. Da die Arbeiten Buchners uns die Berechtigung geben anzunehmen, auch die letztere sei nur eine intrazellulare Zymasegärung, so dürfen wir schließen, daß die Lähmung der Hefegärung nur der Ausdruck einer Zymaselähmung innerhalb der Zelle, wie wir dieselbe auch außerhalb kennen, also primäre und nicht sekundäre Giftwirkung sei.

Somit kommen wir zur letzten Frage: Genügt diese Herabsetzung der Atmung allein zur Erklärung der Giftwirkung der Blausäure?

Zu ihrer Beantwortung wollen wir uns vergegenwärtigen, daß

1. kurze Einwirkung auch wiederholt und bei starker Dosis in allen Fällen ertragen wurde;

2. daß längere Berührung mit dem Gift jedoch ausnahmslos den Tod zur Folge hatte.

Ferner die Frage stellen: gelten diese Sätze auch für die Sistierung der Atmung durch andere stoffliche oder physikalische Einflüsse. Von letzteren kämen in erster Linie Wasserentzug (vollkommene Trockenheit) und Herabsetzung der Temperatur in Betracht. Und es ist hinlänglich bekannt, daß, von speziellen Anpassungen abgesehen, der Atmungsstillstand[1]) als Folge dieser Faktoren viel länger als 12 oder 24 Stunden andauern kann; natürlich mit der Reserve, daß der betreffende Organismus diesen tiefgreifenden Beeinflussungen (Austrocknen, Abkühlen) überhaupt zu widerstehen vermag. Aber diese Sistierungen unterscheiden sich ganz prinzipiell

1) Es werden diese Ausführungen nicht alteriert, wenn man an Stelle von Stillstand nur Lähmung bis unter die Grenze der Nachweisbarkeit annehmen will.

von den vorbesprochenen. Denn es ist anzunehmen, daß bei vollkommener Trockenheit oder genügend erniedrigter Temperatur alle Umsetzungen innerhalb des Organismus vollkommen suspendiert sind. Dies trifft aber für die Blausäurelähmung, wie schon die Widerstandsfähigkeit verdauender Enzyme lehrt, jedenfalls nicht zu[1]. Und es ist klar, daß, was für eine Lähmung der Atmung bei Stillstand aller sonstigen Umwandlungen Geltung hat, nicht für eine solche bei weiterem Ablauf anderer Prozesse zutrifft. Für Sistierung der Atmung durch Nahrungsmangel könnten analoge Überlegungen angestellt werden. Doch ist mir nicht bekannt, ob überhaupt für *Aspergillus* experimentelle Daten über diesen Punkt vorliegen. Kosinski hat in seinen Versuchen schon vor dem völligen Erlöschen der Atmung die Decken auf neue Nährlösung verbracht.

Es bleibt somit nur noch das Verhalten bei Abschluß von Sauerstoff. Hierbei setzt bekanntlich zunächst die intramolekulare Atmung ein und während derselben nehmen eine ganze Anzahl sonstiger Prozesse ihren anscheinend ungestörten Fortgang[2]. Erst nach dem Erlöschen derselben kann von einem Atmungsstillstand, in dem Sinne wie vorstehend, gesprochen werden. Neuerdings hat Kostytschew[3] durch langes Ausdehnen der Perioden des Sauerstoffentzuges diesen Punkt für *Aspergillus niger* erreicht und konnte feststellen, daß selbst nach 24stündiger Sistierung der CO_2-Abspaltung die Atmung bei Sauerstoffzutritt wieder einsetzt. Allerdings nur für ältere Kulturen, während jüngere weit weniger widerstandsfähig waren und durch den Mangel an Sauerstoff sehr bald getötet wurden, wenigstens bei Ernährung mit Chinasäure, die in den bezügl. Versuchen verwendet wurde. In Übereinstimmung damit

1) Vgl. hierzu auch Bertel, Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. XX, 1902, S. 458, wonach die Chloroform-Narkose die Wirkung proteolytischer Enzyme nicht beeinträchtigt.

2) Pfeffer, Physiologie, Bd. I, S. 580, 581. Den dort mitgeteilten, bei Sauerstoffabschluß weiter ablaufenden Vorgängen wäre noch hinzuzufügen: Enzymbildung, Godlewski & Polzeniuss, Über die intramolekulare Atmung usw., Bull. de L'Académie des sciences de Cracovie, 1. April 1901, S. 251. — Eiweißzerfall, allerdings in etwas anderer Weise als bei Sauerstoffzutritt, Godlewski, Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der intramolekularen Atmung, ebda. 1. März 1904, S. 141. — Wachstum, Nabokich, Beihefte z. botan. Zentralblatt, Bd. XIII, S. 272; vgl. auch Wieler ebda. S. 431. — Keimung, Godlewski, Ein weiterer Beitrag usw. (s. oben), S. 131. — Loeb, Membranbildung bei Seeigeleiern, Biochem. Zeitschr., Bd. I, S. 191.

3) Jahrb. f. wissensch. Botan. Bd. 40, 1904, S. 563.

stehen die Angaben Dudes[1]), daß eben gekeimte Sporen und Mycelien von ca. 1 mm Länge von *Aspergillus* — also ganz junge Stadien — bei Sauerstoffentzug nur ca. 4 Stunden am Leben bleiben und auch dies nur bei Ernährung mit Zucker, während bei Kultur auf anderen Stoffen der Tod schon früher eintritt. Auch hier stieg mit fortschreitender Entwicklung die Resistenz, denn die 1 mm langen Mycelien waren widerstandsfähiger als gerade ausgekeimte Sporen.

Ältere Stadien (Kulturen von 4 und mehr Tagen bei 32° C.) hielten aber bei Kostytschew, wie angegeben, lange Zeit auch nach dem Aufhören der intramolekularen CO_2-Abspaltung im sauerstofffreien Raume aus. Doch war die Erholung bei sehr ausgedehnter Stickstoffperiode selten eine vollkommene, auch dann nicht, wenn die große Atmungskurve entsprechend in Rechnung gesetzt wird, so daß in vielen Fällen mit einer mehr minder starken, dauernden Schädigung gerechnet werden muß.

Insofern nun, als bei Sauerstoffmangel auch nach dem Aufhören der intramolekularen Atmung der Stillstand im Gasaustausch länger ertragen wurde als der durch die Wirkung des Cyankaliums veranlaßte, sprechen diese Resultate Kostytschews für eine schädigende Nebenwirkung der Blausäure. Doch können sie aus den angeführten Gründen nicht als vollkommen entscheidend angesehen werden.

Im Gegensatz zu vegetativen Stadien zeigt ruhendes Plasma, wie es in Samen, Sporen usw. vorhanden ist, sich gegen Blausäure verhältnismäßig resistent. Es folgt dies aus Versuchen von Schaer[2]), der feststellen konnte, „daß Blausäure trotz mehrtägigen Kontaktes die Keimkraft der Samen nicht bleibend, sondern nur während der Dauer der Berührung mit demselben beeinträchtigt“[3]). Allerdings ging der Prozentsatz der keimfähigen Samen etwas zurück, so daß auch Schaer zur Annahme einer bleibenden Schädigung gelangt, die sich aber bei manchen Samen (z. B. Trifolium, Vicia, Triticum, Lolium, Cannabis) nur unbedeutend äußert. In einem Falle (Daucus) wurde für ganz verdünnte (ca. $^1/_{10}$ ‰ Lösungen) eine fördernde Wirkung wahrgenommen, während das gleiche Objekt gegen höhere Konzentrationen ziemlich empfindlich war. Eigene Versuche führten

1) Flora. Bd. 92, 1903, S. 205 spez. 227, 228.

2) Über Einwirkungen des Cyanwasserstoffs, des Chloralhydrats und Chloralcyanhydrins auf Enzyme usw. Festschrift für Nägeli und Kölliker, Zürich 1891, S. 125.

3) a. a. O. S. 15 (Separat-Abzug).

im wesentlichen zum gleichen Ergebnis (Hemmung der Keimung nur für die Dauer der Berührung), so daß ich auf ihre Wiedergabe verzichten kann, sie bestätigten auch die entsprechenden älteren Befunde Schaers[1]) für Pilzsporen an dem mich vorwiegend interessierenden *Aspergillus*[2]).

Zusammenfassung.

1. Durch Cyankalium wird die Atmung von *Aspergillus niger* — wie von Pflanzen und Tieren überhaupt — ganz bedeutend deprimiert.

2. Diese Lähmung erstreckt sich auf beide Phasen des Gasaustausches und zwar derart, daß die Kohlensäureproduktion bis auf einen innerhalb der Fehlergrenze der Methodik gelegenen Betrag zurückgeht, so daß man hier von einer vollkommenen Sistierung reden kann. Dagegen konnte der O_2-Konsum nicht mit Sicherheit bis unter diese Grenze herabgedrückt werden, es muß darum mit einem geringen Rest einer Sauerstoffaufnahme gerechnet werden. Ob aber diese geringe Aufnahme als vitaler Vorgang anzusehen ist oder ein rein chemisches Geschehen darstellt, konnte nicht entschieden werden.

3. Es ist mithin das vorübergehende Aufhören einer nachweisbaren CO_2-Produktion kein zuverlässiges Kennzeichen des Todes, vielmehr kann das Leben auch vegetativer Entwicklungsstadien kürzere Zeit ohne diese bestehen[3]).

4. Die durch Cyankalium verursachte Herabsetzung der Atmung kann nur als der Ausdruck eines verminderten Gasaustausches jeder einzelnen Zelle gedeutet werden und war, wenn die Dauer der Giftperiode keine zu große war, von vollkommener Erholung gefolgt.

5. Es handelt sich dabei um eine primäre Einwirkung der Blausäure auf den Atmungsprozeß und nicht um eine Absterbeerscheinung.

6. Im Gegensatz dazu ist die Lähmung der Kohlensäureproduktion durch geeignete Dosen von Äthyläther nicht als Primärwirkung, sondern als Folge anderweitiger Eingriffe, also als Ab-

---

1) Zit. in obiger Abhandlung, S. 21.

2) In Übereinstimmung damit steht die Angabe von J. Loeb, daß KCN auf befruchtete Seeigeleier schon nach 24 stündigem Verweilen tödlich wirke, während unbefruchtete nach 2 Tagen noch normal entwicklungsfähg waren. Biochem. Zeitschr., Bd. I, S. 201.

3) Vgl. hierzu die mehrfach zitierte Arbeit von Kostytschew.

sterbe-Erscheinung anzusehen. Nach gänzlicher Sistierung konnte bei diesem Gift eine wirkliche Erholung niemals beobachtet werden.

7. Größere Cyankaliumgaben bei kurzer Einwirkung schädigen weniger, als kleinere Dosen bei längerer Berührung; das Maximum der Giftperiode war, wenn noch eine vollständige Erholung folgen sollte, etwa mit 4 Stunden erreicht.

8. Eine Gewöhnung an das Gift findet in der kurzen Zeit der Versuche nicht statt.

Es wird also durch die vorliegenden Versuche, die durch das Tierexperiment gewonnene Erkenntnis, daß die Blausäure die Fähigkeit der Gewebezellen, den gebotenen Sauerstoff zu Oxydationen zu benutzen, für die Dauer der Berührung mindestens sehr stark herabsetzt, mit aller Schärfe für einen niederen pflanzlichen Organismus bewiesen. Da bei diesem Sauerstoffüberträger wie Blut bezw. Hämoglobin und auch speziell empfindliche Organe (Herz, Atmungszentrum), die immerhin Komplikationen bedingen, fehlen, können die mitgeteilten Versuche als besonders exakter Beweis für die obige Auffassung gelten, zumal da sichergestellt wurde, daß die Depression der Gesamtatmung tatsächlich durch den Rückgang der Atmungstätigkeit jeder Einzelzelle zustande kommt.

Vorliegende Arbeit wurde im Leipziger botanischen Institut ausgeführt und ist es mir Bedürfnis, Herrn Geheimrat Pfeffer auch an dieser Stelle für vielfache Anregung und Belehrung zu danken.

Nachträgliche Anmerkung.

Die Publikation der vorstehenden Abhandlung hat sich aus äußeren Gründen längere Zeit verschoben und war das Manuskript schon im Sommer 1906 vollendet. Wo angängig, habe ich auf später erschienene Schriften noch aufmerksam gemacht bezw. deren Resultate verwertet.

Besonders muß ich aber noch an dieser Stelle auf zwei Veröffentlichungen von J. Loeb hinweisen[1]), in denen derselbe angibt, daß auf das Seeigelei Sauerstoff-Entzug in folgenden Fällen genau ebenso wirkt, wie verdünnte Cyankaliumlösung.

1. Durch beide Mittel wird die Furchung des befruchteten Eies gehemmt;

2. ebenso die Reifung und damit der baldige Tod des unbefruchteten Eies;

1) Biochem. Zeitschr., Bd. I, S. 183 u. Pflügers Archiv, Bd. 113, 1906, S. 487.

3. auch der von dem Autor als schwarze Cytolyse bezeichnete Zerfall von Eiern, die zu lange mit hypertonischem Seewasser behandelt waren;

4. endlich bleibt die Parthenogenese anregende Wirkung hypertonischen Seewassers bei Gegenwart von KCN aus.

Es ergibt sich auch daraus eine, wenn auch nicht notwendigerweise vollständige Hemmung von Oxydationsvorgängen durch Cyankalium und die Harmlosigkeit geringer Gaben bei nicht zu langer Einwirkung. Ob die verderbliche Wirkung bei größeren Dosen auf der Bildung einer nicht reversibeln Verbindung oder Komplikation beruhen, wird offen gelassen. Außerdem habe ich auf einige andere uns interessierende Angaben aus den vorstehendeu Arbeiten durch Anmerkungen hingewiesen. Die weiteren Folgerungen, die J. Loeb aus seinen Befunden für den Befruchtungsvorgang zieht, hier zu besprechen, habe ich natürlich keine Veranlassung.

Tabellen.

I. Sauerstoffkonsum.

a) Die „blinden" Versuche zur Bestimmung der Fehlergrenze.

Versuch 7.

11.—14. III. 04. Barometer 12. III. 755 mm, 13. III. 754 mm, 14. III. 754 mm Hg.

Zeit	Ablesungen				Berechnungen			Sauerstoffkonsum		Bemerkungen
	H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Volum	Druck	corrig. Volum	Intervall	pro ½ Std.	
11. III.										
10^{04}	4,4	3,675	2,7	17,2	430,474	760	397,14			
10^{10}	4,3	3,55	2,7	(17,2)	430,599	761,25	397,918	+ 0,778	—	
2^{00}	4,175	3,4	2,7	16,9	430,756	762,75	399,423	+ 1,505	—	
4^{00}	4,2	3,5	2,7	16,9	430,725	761,75	398,860	— 0,663	0,16 [1])	
5^{05}	13,7	13,0	1,45	17	418,793	655	332,260			Das Hg in die Höhe gesaugt z. gleichzeit. Prüfung der Dichtigkeit des Abschlusses
5^{10}	Eine Idee tiefer									
6^{05}	13,675	12,975	1,45	17,05	418,824	655,25	332,333	+ 0,073	+ 0,04	
12. III.										
9^{20}	13,9	13,175	1,45	17,0	418,542	653,25	331,154	— 1,179	— 0,04	
12^{20}	13,9	13,2	1,45	16,95	418,542	653	331,105	— 0,049	— 0,01	
3^{20}	13,9	13,175	1,45	16,9	418,542	653,25	331,315	+ 0,210	+ 0,04	
13. III.										
9^{20}	13,95	13,2	1,45	16,2	418,479	653	332,260	+ 1,145	+ 0,03	
14. III.										
8^{20}	13,9	13,2	1,45	15,6	418,542	653	333,319	+ 1,059	+ 0,05	

1) Etwas abgerundet.

Versuch 85.

15. XII. 04. Barometer 747 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
12^{40}	Eingestellt			16,2						
12^{45}	5,025	4,175	2,2	16,2	429,189	747	390,869			
1^{15}	5,125	4,275	2,2	16,3	429,063	746	390,040	— 0,829	0,8	
1^{45}	5,15	4,3	2,2	16,35	429,032	745,75	389,790	— 0,250	0,25	
2^{15}	5,2	4,325	2,2	16,4	428,969	745,5	389,372	— 0,418	0,4	
3^{15}	5,2	4,375	2,2	16,4	428,969	745	389,106	— 0,266	0,1	

Versuch 98.

15. u. 16. II. 05. Barometer 761 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
15. II. 11^{00}					Eingestellt					
11^{05}	3,375	2,9	1,4	17,4	441,410	766	410,179			
11^{20}	3,3	2,85	1,4	17,3	441,504	766,5	410,673	+ 0,494	—	
11^{35}	3,3	2,85	1,4	17,35	441,504	766,5	410,577	— 0,096	— 0,2	
11^{50}	3,3	2,85	1,4	17,35	441,504	766,5	410,577	0	0	
12^{05}	3,3	2,8	1,4	17,3	441,504	767	410,946	+ 0,369	+ 0,7	
12^{20}	3,325	2,8	1,4	17,3	441,473	767	410,916	— 0,030	— 0,06	
12^{35}	3,325	2,85	1,4	17,25	441,473	766,5	410,744	— 0,172	— 0,3	
12^{50}	3,325	2,875	1,4	17,25	441,473	766,25	410,607	— 0,137	— 0,3	
1^{05}	3,325	2,875	1,4	17,2	441,473	766,25	410,699	+ 0,092	+ 0,2	
2^{10}	3,4	2,9	1,4	17,2	441,379	766	410,472	— 0,227	— 0,1	
4^{40}	3,45	2,95	1,4	17,0	441,313	765,5	410,524	+ 0,052	+ 0,01	
16. II. 8^{30}	3,75	3,25	1,25	16,3	440,936	761	409,046	— 1,478	— 0,1	

b) Bestimmung des Verhältnisses $CO_2 : O_2$.

Versuch 17. Eingestellt 11^{15}

11^{25}	5,25	3,95	2,55	17,5	459,792	743,5	414,207			
11^{55}	5,9	4,55	2,45	17,6	459,071	736,5	409,389	4,818	4,8	} 5.2
12^{25}	6,6	5,3	2,35	17,65	458,294	728	403,774	5,615	5,6	

Ohne Absorptionsmittel für CO_2 eingestellt 12^{30}. O_2-Konsum überstieg CO_2-Produktion:

12^{40}	8,25	7,05	2,05	17,9	495,522	707,5	423,521			
1^{55}	8,2	7,00	2,05	18,1	495,578	707	422,843	0,778	0,3	} 0,2
2^{15}	8,2	7,00	2,05	18,15	495,578	707	422,740	0,103	0,1	

Also ca. 5,2 ccm Sauerstoff konsumiert und etwa 0,2 ccm weniger CO_2 produziert, so daß $CO_2 : O_2 = 5 : 5{,}2 = 1 : 1{,}04$ ist.

Versuch 93.

21. XI. 04 Barometer 751 mm Hg.

Zeit	Ablesungen H₂O Niveau	Hg Innen Niveau	Hg Auß. Niveau	T °C.	Berechnungen Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
1^{35}	Eingestellt ohne Absorptionsmittel für Kohlensäure									
1^{40}	9,5	8,25	1,8	18,2	494,135	701,7	(418,186)	—	—	
1^{45}	9,55	8,3	1,8	18,2	494,079	701,2	417,834			
2^{15}	9,65	8,4	1,8	18,2	493,968	700,2	417,131	0,703	0,7	O_2-Konsum größer als CO_2-Produkt.
2^{45}	9,75	8,5	1,8	18,2	493,857	699,2	416,428	0,703	0,7	
3^{15}	9,85	8,6	1,8	18,2	493,746	698,2	415,726	0,702	0,7	
3^{32}	Mit Natronlauge eingestellt									
3^{43}	4,9	3,85	2,1	18,2	460,181	747,9	415,674			
4^{13}	5,25	4,15	2,1	18,2	459,812	744,9	413,639	2,035	2,0	
4^{43}	5,6	4,55	2,1	18,2	459,464	740,9	411,061	2,578	2,6	
5^{13}	6,00	4,9	2,1	18,2	458,960	737,4	408,628	2,453	2,5	

Versuch 16.

Zunahme der Atmung in 24 Stunden.

6. u. 7. VII. 04. Barometer 754 mm Hg.

Zeit	Ablesungen H₂O Niveau	Hg Innen Niveau	Hg Auß. Niveau	T °C.	Berechnungen Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
6. VII.										
10^{32}	Eingestellt									
10^{47}	7	5,6	4,3	24,2	386,202	757,5	343,058			
11^{17}	7,7	6,3	4,2	24,3	385,365	749,5	338,408	4,650	4,65	
11^{47}	8,7	(7,3)	4,0	24,4	384,172	—	—			
12^{17}	9,7	8,3	3,9	24,35	382,978	726,5	325,598	12,810	6,4	
7. VII.										
2^{07}	Eingestellt									
2^{32}	7,4	6,4	4,2	24,1	386,304	748,5	339,118			
3^{02}	8,4	7,4	(4,1)	24,7	385,110	738,5	332,368	6,750	6,75	
3^{32}	9,7	8,7	3,9	24,6	383,558	722,5	323,793	8,575	8,6	
4^{02}	11,1	10,1	3,7	24,5	381,887	706,5	315,181	8,612	8,6	
4^{32}	12,45	11,5	3,5	24,4	380,275	690,5	306,666	8,515	8,5	

Versuch 95.

Atmung auf destilliertem Wasser.

11. II. 05. Barometer 752 mm Hg.

Zeit	Ablesuugen				Berechnungen			Sauerstoffkonsum		Bemerkungen
	H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Volum	Druck	corrig. Volum	Intervall	pro ½ Std.	
9^{40}	Eingestellt									
9^{45}	5,05	4,3	2,65	18,4	380,001	755,87	346,653			
10^{15}	5,55	4,8	2,55	18,4	379,413	749,87	343,311	3,342	3,3	
10^{45}	6,2	5,4	2,45	18,4	378,637	742,87	339,342	3,969	4,0	
11^{15}	6,9	6,2	2,4	18,45	377,801	734,37	334,554	4,778	4,8	
11^{55}	Auf destilliertem Wasser eingestellt									
12^{00}	4,95	4,1	2,65	18,45	380,130	754,28	345,944			
12^{30}	5,55	4,7	2,6	18,5	379,413	748,78	342,637	3,307	3,3	
1^{00}	6,3	5,45	2,5	18,5	378,518	740,28	337,864	4,773	4,8	
1^{30}	6,9	6,1	2,4	18,5	377,801	732,78	333,733	4,131	4,1	
2^{00}	7,5	6,725	2,3	18,55	377,085	725,53	329,652	4,081	4,1	
2^{30}	8,1	7,3	2,25	18,6	376,369	719,28	326,049	3,603	3,6	
3^{00}	8,75	7,9	2,2	18,6	375,592	712,78	322,369	3,680	3,7	
3^{30}	9,2	8,4	2,1	18,6	375,055	706,78	319,136	3,233	3,2	
3^{40}	Wieder auf Nährlösung versetzt; eingestellt									
4^{15}	5,2	4,4	2,6	18,5	379,831	751,78	344,418			
4^{45}	5,825	5,0	2,5	18,5	379,085	744,78	340,472	3,946	3,9	
5^{15}	6,5	5,7	2,45	18,4	378,279	737,28	336,253	4,219	4,2	

Die Cyankaliumversuche.

Versuch 1.

22. II. 04. KCN-Gabe: 0,0164 g auf 150 ccm NL.

Zeit	Ablesungen			Berechnungen			Sauerstoffkonsum		Bemerkungen
	Hg Innen (Niveau)	Hg Außen (Niveau)	T °C.	Volum	Druck	corrig. Volum	Intervall	pro ½ Std.	
12^{35}	5,6	2,375	17,6	419,75	747,75	380,160			In diesem ersten Versuche fehlte die Wassersäule über der Quecksilberkuppe
1^{35}	6,65	2,15	17,8	418,43	735	372,015	8,145	4,1	
2^{05}	7,175	2,05	17,9	417,77	728,75	368,028	3,987	4,0	
3^{35}	8,75	1,85	18,0	415,79	711	356,999	11,027	3,7	
4^{05}	9,3	1,75	18,05	415,10	704,5	352,990	4,009	4,0	
	KCN-Zusatz:								
4^{20}	4,6	2,6	18,1	465,034	760	427,210			
4^{50}	4,8	2,55	(18,05)	464,812	757,5	425,462	1,739	1,7	
5^{20}	5,05	2,55	18,2	464,535	755	423,675	1,787	1,8	
5^{50}	5,45	2,55	18,2	464,091	751	420,980	2,695	2,7	
6^{20}	5,9	2,5	18,2	463,591	746	417,668	3,002	3,0	
6^{50}	6,5	2,45	18,2	462,925	739,5	413,356	4,312	4,3	
7^{20}	7,1	2,35	18,2	462,259	732,5	408,770	4,586	4,6	
9^{50}	10,4	2,0	18,4	458,596	696	384,510	24,260	4,9	

Versuch 2.

23. u. 24. II. 04. KCN-Gabe: 0,1412 g auf 150 ccm NL.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro $^1/_2$ Std.	Bemerkungen
23. II.										
3^{00}	5,025	4,4	2,475	18,05	451,422	751,75	418,782			
3^{30}	5,5	4,85	2,4	18,05 – 18,0	450,895	746,5	415,405	3,377	3,4	
4^{00}	6,075	5,425	2,325	18	450,257	740	411,243	4,162	4,2	
					KCN-Zusatz:					
4^{18}	5,375	4,15	2,45	18	419,249	754	390,165			
4^{48}	5,325	4,1	2,45	18	419,312	754,5	390,484	+ 0,319	+ 0,3	
5^{18}	5,400	4,125	2,45	18	419,218	754,25	390,269	— 0,215	— 0,2	
					Ausgewaschen:					
5^{36}	5,1	4,1	2,4	17,95	451,339	754	411,572			
6^{06}	5,075	4,05	2,4	18	451,367	754,5	411,685	+ 0,113	+ 0,1	
6^{36}	5,2	4,15	2,4	18	451,228	753,5	411,096	— 0,589	— 0,6	
8^{10}	6,05	4,95	2,375	18	450,284	745,25	404,718	6,278	1,9	
10^{00}	7,625	6,6	2,075	17,85	448,536	725,75	393,563	11,155	3,0	
10^{00}	5,4	4,4	2,4	17,85	451,005	751	409,792			Neu eingest.
24. II.										
9^{40}	15,3	14,375	1,1	16,8	440,016	638,25	340,303	69,489	3,0	O_2-Mangel
9^{55}	4,875	4,1	2,2	16,8	451,589	752	420,889			Neu eingest.
10^{55}	5,7	4,875	2,075	(16,9)	450,673	743	415,008	5,881	3,0	
11^{25}	6,2	5,375	2,025	16,8	450,118	737,5	411,429	3,579	3,6	

Versuch 6.

Barometer nicht abgelesen; angenommen 751 mm (mittlerer Stand von Leipzig).

10. u. 11. III. 04. KCN-Gabe: 0,1412 g auf 150 ccm NL.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro $^1/_2$ Std.	Bemerkungen
10. III.										
9^{20}	5,05	4,00	2,5	16,6	451,394	755	414,805			
9^{50}	5,5	4,4	2,45	16,65	450,895	750,5	411,734	3,071	3,1	
10^{20}	6,1	5,05	2,375	16,8	450,229	743,25	406,792	4,942	4,9	
					KCN-Zusatz:					
10^{35}	5,05	4,025	2,625	16,8	427,657	756	393,156			
11^{05}	5,05	4,0	2,625	16,9	427,657	756,25	393,105	0,051	0,05	
11^{35}	5,075	4,025	2,625	16,95	427,626	756	392,852	0,253	0,25	
12^{05}	5,125	4,075	2,625	17,05	427,563	755,5	392,346	0,506	0,5	

Fortsetzung des Versuches 6.

Zeit	Ablesungen H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
					Ausgewaschen:					
12^{10}	5,15	4,05	2,3	17,25	461,283	753,5	421,750			
12^{35}	5,45	4,3	2,25	17,2	460,950	750,5	419,833	1,917	2,3	
1^{05}	5,8	4,625	(2,20)	17,3	460,562	746,75	417,236	2,597	2,6	
2^{40}	6,75	5,6	2,1	17,6	459,507	736	409,494	7,742	2,4	
2^{50}	5,175	4,05	2,275	17,6	461,256	752,25	420,317			
3^{20}	5,5	4,375	2,25	17,7	460,895	748,75	417,796	2,521	2,5	
3^{50}	5,875	4,7	2,225	17,7	460,479	745,25	415,427	2,369	2,4	
4^{20}	6,2	5,05	2,175	17,8	460,118	741,75	412,915	2,512	2,5	
11. III.										
8^{55}	10,4	3,6	2,3	17,4	455,456	757	426,431			
9^{25}	10,8	3,9	2,25	17,4	—	—	—	—	—	
9^{50}	11,2	4,25	2,2	17,4	454,568	749,5	421,384	5,047	2,5	

Versuch 9 u. 10.

Giftgewöhnung.

1. u. 2. V. 04. Barometer 1. V. 753,5. 2. V. 751.

Zeit	Ablesungen H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
1. V										
11^{50}	8,45	7,00	2,95	21,1	460,620	753	423,579			
2^{20}	12,3	10,75	2,55	21,0	456,247	711,5	396,512	27,067	5,4	
2^{50}	13,2	11,65	2,5	21,05	455,348	702	390,439	6,073	6,1	
					0,200 g KCN auf 150 NL.					
3^{20}	8,5	7,35	2,95	21,2	460,565	753	423,382			
3^{50}	8,45	7,3	2,95	21,1	460,620	753,5	423,860	+ 0,478		Die Zunahme ist auf die Rechnung d. Temperatur-Ausgleiches zu setzen.
4^{20}	8,425	7,275	2,95	21,175	460,648	753,75	423,919	+ 0,059		
					Ausgewaschen. Eingestellt 4^{35}.					
4^{50}	7,8	(6,9)	3	21,2	461,342	756	415,240			
5^{20}	7,9	(6,9)	3	21	461,231	756	415,556	+ 0,316		
5^{50}	8,4	(7,4)	2,95	21	460,676	750,5	411,961	— 3,595	3,6	
6^{20}	8,95	7,95	2,9	21,2	460,065	744,5	407,602	4,359	4,4	
6^{35}	9,3	(8,3)	(2,85)	21,1	459,677	740,5	405,246	2,356	4,7	
2. V.										
10^{20}	7,8	6,9	3	20,4	461,342	756	426,944			
11^{20}	8,7	(7,7)	2,85	20,4	460,343	746,5	420,666	6,288	3,1	
					0,200 g KCN auf 150 NL.					
11^{50}	11	9,6	2,7	20,4	457,790	720	403,483			
12^{50}	12,1	10,7	2,6	20,4	456,569	708	395,700	7,783	3,9	

Versuch 11.

Giftgewöhnung.

6., 7. u. 8. VI. 04. Barometer 757 mm Hg.

Zeit	Ablesungen H_2O	Hg Innen	Hg Auß.	T °C	Berechnungen Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
	Niveau									
6. VI.										
9^{35}					Eingestellt					
9^{48}	7,5	5,85	4,3	25,4	453,675	758	400,726			
10^{18}	7,9	6,35	4,2	25,5	453,231	752	396,855	3,871	3,9	
12^{48}	12,85	11,15	3,7	25,1	447,736	699	364,276	32,579	6,5	
12^{54}	7,8	6,2	4,25	25,2	453,342	760	414,960			
1^{24}	8,7	7,15	4,1	25,2	452,343	749	408,053	6,907	6,9	
					0,200 g KCN auf 150 NL. Eingestellt 1^{43}					
1^{50}	6,8	5,8	4,3	25,3	454,452	759,5	402,450			
2^{20}	6,5	5,5	4,3	25,35	454,785	761,5	403,730	+ 1,280		T-Ausgleich
2^{50}	6,5	5,5	4,3	25,35	454,785	761,5	403,730	0	0	
3^{20}	6,5	5,55	4,3	25,25	454,785	761	403,670	— 0,060	0,06	
					Ausgewaschen:					
3^{50}	6,8	5,6	4,3	25,2	454,452	759	402,392			
4^{20}	6,6	5,4	4,4	25,3	454,664	762	404,006	+ 1,614		
4^{50}	6,6	5,45	4,4	25,2	454,664	761,5	403,940	— 0,066	0,07	
5^{20}	6,7	5,55	4,4	25,2	454,563	760,5	403,303	0,637	0,6	
6^{20}	7,1	5,9	4,3	25,35	454,119	756	400,132	3,171	1,6	
6^{50}	7,5	6,3	4,25	25,2	453,675	751,5	397,597	2,535	2,5	
7 VI.										
10^{10}	7,05	6,35	4,3	25	454,174	752	398,739			
11^{10}	8,7	7,85	3,95	25,2	452,343	733,5	386,620	12,119	6,05	
11^{40}	9,75	8,85	3,8	25,2	451,177	722	379,378	7,242	7,2	
2^{02}					Eingestellt					
2^{20}	7,05	6,2	4,25	24,6	454,230	752	412,230			
3^{20}	8,75	7,9	3,95	24,6	452,287	732,5	399,823	12,407	6,2	
					0,200 g KCN auf 150 NL. Eingestellt 3^{40}					
3^{55}	6,7	5,5	4,3	25	454,563	760,5	403,737			
4^{25}	6,6	5,4	4,3	25,1	454,664	761,5	404,159	+ 0,422		
4^{55}	6,7	5,55	4,3	24,8	454,563	760	403,884	— 0,275	— 0,3	
5^{25}	6,7	5,55	4,3	24,95	454,563	760	403,566	0,318	0,3	
6^{55}	7,0	5,9	4,2	25,1	454,230	755,5	400,488	3,078	1,0	
7^{56}	7,8	6,6	4,2	25,15	453,342	748,5	395,774	4,714	2,4	
8. VII.										
8^{30}	über Ende der Skala:	17,6	2,3	21,3	441,132	619,5	323,365	72,409	2,9	O_2-Mangel
9^{15}	aus Hg-Stand berechnet	17,1	2,3	25,25	441,687	624,5	319,443	3,922	2,0	

Versuch 12.

15.—18. VI. 04. Barometer 16. VI. 756 mm, 17. VI. 757 mm, 18. VI. 756 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro ½ Std.	Bemerkungen
15. VI.										
9^{20}					Eingestellt					
9^{34}	6,8	5,95	4,3	25,2	436,459	762	388,923			
10^{04}	7,5	6,6	4,2	25,2	435,580	754,5	383,313	5,610	5,6	
11^{34}	10,7	9,6	3,5	25,4	431,561	717,5	360,156	23,157	7,7	

Am 16. VI. 9^{43} 0,200 g KCN auf 150 ccm Nährlösung zugefügt und bis 11^{57} damit in Berührung gelassen. Die Zahlen der Giftperiode sind wegen mangelhafter Temperatur-Bestimmung nicht benutzbar. Die Atmungsdepression war aber die gewöhnliche. Stand des Wasserniveaus: 6,15, 5,85, 5,65, 5,6, 5,55 in halbstündigen Intervallen; also Volum-Zunahme durch T-Ausgleich; ein sicheres Anzeichen einer höchstens minimalen Atmung.

Ausgewaschen 12^{05}; eingestellt 3^{00}

Zeit	H_2O	Hg Innen	Hg Auß.	T °C.	Volum	Druck	corrig. Volum	Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
3^{15}	6,0	4,9	3,85	25	465,340	764	415,272			
3^{45}	5,9	4,8	3,85	25,1	465,451	765	415,709	+ 0,437		
4^{15}	6,0	4,9	3,85	25,1	465,340	764	414,982	— 0,727	0,7	
4^{45}	6,05	5,0	3,85	24,95	465,284	763	414,767	— 0,225	0,2	
5^{15}	6,0	4,95	3,85	25,2	465,340	763,5	414,546	0,221	0,2	
17. VI.										
8^{30}	16,3	15,2	2,7	25,4	453,906	650,5	347,664	66,828	2,1	
9^{35}	6,4	5,3	3,85	25,4	464,986	761	425,811			Neue Nährlösg.
11^{05}	8,6	7,6	3,55	25,4	462,454	735	409,103	16,708	5,6	
4^{15}					Eingestellt					Die gleiche Nährlösung wie in der unmittelbar vorstehenden Reihe, aber ohne Pilzdecke; zur Entscheidung der Frage nach Bakterien bezw. Sporenentwicklung s. S. 432.
4^{30}	6,1	5,25	3,8	25,2	465,229	761	413,046			
5^{00}	6,1	5,2	3,8	25,2	465,229	761,5	413,421	+ 0,375		
5^{30}	6,0	5,2	3,8	25,2	465,340	761,5	413,425	+ 0,004		
6^{00}	6,0	5,15	3,8	25,2	465,340	762	413,705	+ 0,280		
18. VI.										
8^{30}	6,8	5,9	3,75	23,1	464,452	752,5	412,090	— 1,615	—0,06	
3^{10}	7,6	6,8	3,7	23,2	463,564	743,5	406,029	— 6,061	— 0,5	

Versuch 13.

Längere Einwirkung:

17. 18. 19. VI. 04. Barometer: 17. VI. 757 mm, 18. VI. 756 mm, 19. 755 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro ½ Std.	Bemerkungen
17. VI.										
6^{10}	Eingestellt									
6^{25}	6,9	6,1	4,2	25,4	428,333	759	391,291			
6^{55}	7,45	6,65	4,0	25,4	427,643	751,5	386,800	4,491	4,5	
	0,200 g KCN auf 150 NL. Eingestellt 7^{10}									
7^{23}	6,7	5,8	4,3	25,4	428,585	763	481,143			
7^{53}	6,7	5,775	4,3	25,3	428,585	763,25	381,477	+ 0,334		
18. VI.										
8^{30}	7,6	6,65	4,2	23,1	427,454	752,5	379,263	— 2,214	0,09	
9^{00}	7,2	6,3	4,25	24,3	427,957	756,5	379,420	+ 0,237		Temperatur
10^{00}	6,9	6,0	(4,3)	25,3	428,333	760	379,677	+ 0,257		
	Ausgewaschen; eingestellt 10^{25}									
10^{40}	6,3	5,65	4,35	25,3	429,087	764	382,312			
6^{40}	6,5	5,8	4,3	24,8	428,836	762	382,051	— 0,259	— 0,02	
19. VI.										
9^{00}	11,25	10,55	3,4	22	422,870	704,5	352,760	29,291	1,0	
9^{30}	11,1	10,45	3,4	23,4	423,058	705,5	350,692	2,068	2.1	
10^{00}	11,4	10,65	3,35	23,5	422,682	703	348,914	1,778	1,8	
10^{30}	11,6	10,9	3,3	23,25	422,430	700	347,449	1,465	1,5	
10^{33}	6,75	6,0	4,3	23,35	428,522	759	383,101			
2^{08}	8,6	7,9	(3,9)	23,75	426,198	736	368,374	14,727	2,1	

Versuch 14.

Giftgewöhnung:

30. VI., 1. 2. VII. Barometer: 30. VI. 753 mm, 1. VII. 755 mm, 2. VII. 751 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro ½ Std.	Bemerkungen
30. VI.										
9^{40}	Eingestellt									
9^{55}	6,75	5,5	4,2	24	459,507	762	411,096			
10^{25}	7,1	5,85	4,2	24,1	459,119	758,5	408,589	2,507	2,5	Temperatur
11^{25}	8,3	7,1	3,95	23,9	457,787	743,5	399,525	9,064	4,5	

Fortsetzung des Versuches 14.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
				Mit 0,200 g KCN auf 150 NL; eingestellt 11^{45}						
12^{00}	6,5	5,3	4,3	23,8	459,715	765	413,184			
12^{30}	6,2	5,0	4,3	24	460,118	768	414,980	+ 1,796		Temperatur
3^{00}	6,6	5,4	4,3	23	459,674	764	414,477	— 0,503		
3^{30}	6,225	5,025	4,3	24	460,090	767,75	414,816	+ 0,339		
				3^{30} ausgewaschen; eingestellt 5^{25}						
5^{40}	6,65	5,45	4,2	24	459,618	762,5	423,802			
6^{10}	6,65	5,45	4,2	23,8	459,618	762,5	424,085	+ 0,283		
8^{10}	7,3	6,1	4,0	24	458,897	754	418,421	4,723	1,2	
8^{40}	7,5	6,25	4,0	24	458,675	752,5	417,386	1,035	1,0	
1. VII. 9^{10}	14,85	13,6	2,8	24	450,516	667	363,381	54,005	2,2	O_2-Mangel
9^{40}	15,2	14	2,75	24	450,128	662,5	360,619	2,762	2,8	
10^{00}					Neu eingestellt					
10^{25}	6,8	5,7	4,1	23,8	459,452	759	421,986			
10^{55}	7,25	6,15	4,1	24	458,952	754,5	418,747	3,239	3,2	
11^{55}	8,525	7,475	3,85	24	457,537	738,75	408,743	10,004	5,0	
				Mit 0,200 g KCN auf 150 NL; eingestellt 4^{05}						
4^{20}	5,8	5,6	4,2	23,4	460,562	761	412,754			
4^{50}	unverändert			23,5	460,562	761	412,539	+ 0,115		
5^{20}	„			23,4	460,562	761	412,754	— 0,115		
8^{30}	6,65	6,4	(4,1)	23,8	459,618	752	406,052	— 6,702	1,1	
2. VII. 9^{10}	8,6	8,4	(3,8)	23,9	457,454	729	391,212	14,840	0,6	
12^{20}	9,1	8,9	3,7	23,5	456,899	723	388,228	2,984	0,5	

Versuch 15.

Längere Einwirkung. 0,100 g.

6. u. 7. VII. 04. Barometer 6. VII. 754 mm, 7. VII. 754 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
6. VII. 10^{10}					Eingestellt					
10^{25}	6,9	5,75	4,15	24,2	464,341	758,5	413,027			
10^{55}	7,65	6,5	4,0	24,1	463,508	749,5	407,452	5,575	5,6	
12^{25}	10,7	9,5	3,45	24,2	460,123	714	384,532	22,920	7,6	

Fortsetzung des Versuches 15.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
	0,100 g KCN auf 150 NL; eingestellt 3^{55}									
4^{10}	6,1	5,25	4,25	24,2	465,229	764,5	417,191			
4^{40}	6,1	5,25	4,25	24,1	465,229	764,5	417,401	+ 0,210		
5^{10}	6,1	5,2	4,25	24,2	465,229	765	417,472	+ 0,071		
5^{40}	6,25	5,35	4,25	24,0	465,162	763,5	416,998	— 0,474	0,5	
6^{10}	6,125	5,3	4,25	24,3	465,201	764	416,664	— 0,334	0,3	
7. VII.										
8^{20}	9,3	8,4	3,7	24,3	461,677	727,5	393,151	23,513	0,8	
9^{20}	9,5	8,6	3,6	24,2	461,455	724,5	391,500	1,651	0,8	
10^{25}	9,9	9,0	3,5	24,2	461,011	719,5	388,338	3,162	1,6	
12^{45}	10,85	9,95	3,85	24,3	459,956	708,5	381,128	7,210	1,5	
	Ausgewaschen; eingestellt 3^{05}									
3^{25}	5,85	5,7	4,1	24,2	465,906	758,5	414,420			
3^{55}	6,3	6,1	4,1	24,15	465,006	754,5	411,513	2,907	2,9	
4^{25}	6,85	6,7	4,0	24,1	464,396	747,5	407 110	4,403	4,4	
4^{55}	7,2	7,05	3,9	24,1	464,007	743	404,244	2,866	2,9	

Versuch 86 A.

Giftgewöhnung.

15. u. 16. XII. 04. Barometer 15. XII. 747 mm, 16. XII. 755 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
15. XII.										
9^{25}	Eingestellt									
9^{30}	4,225	3,875	2,45	15,9	418,693	749,75	383,290			
10^{00}	4,575	4,175	2,3	15,95	418,264	745,25	381,332	1,958	2,0	
10^{30}	4,900	4,5	2,275	15,95	417,846	741,75	378,357	2,975	3,0	
11^{00}	5,3	4,8	2,25	15,975	417,343	738,50	374,987	3,370	3,4	
	Mit 0,200 g KCN auf 150 NL; eingestellt 11^{05}									
11^{40}	4,725	3,75	2,2	16,05	451,755	747,5	411,987			
12^{10}	4,8	3,825	2,2	16,1	451,672	746,75	411,395	0,592	0,6	
12^{40}	4,825	3,85	2,2	16,15	451,644	746,5	411,113	0,262	0,3	
1^{10}	4,85	3,9	2,2	16,25	451,616	746	410,637	0,496	0,5	
1^{40}	4,9	3,9	2,2	16,3	451,561	746	410,492	0,145	0,1	
2^{10}	4,925	3,95	2,2	16,3	451,533	745,5	410,186	0,306	0,3	

Fortsetzung des Versuches 86 A.

Zeit	Ablesungen				Berechnungen			Sauerstoffkonsum		Bemerkungen
	H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Volum	Druck	corrig. Volum	Intervall	pro ½ Std.	
	Augewaschen; eingestellt 3^{15}									
3^{20}	4,4	3,65	2,2	16,4	452,116	748,5	419,999			
3^{50}	4,6	3,85	2,2	16,4	451,894	746,5	418,671	1,328	1,3	
4^{20}	4,9	4,1	2,15	16,4	451,561	743,5	416,681	1,990	2,0	
5^{20}	5,3	4,55	2,1	16,4	451,117	738,5	413,472	3,209	1,6	
16.XII. 8^{50}	Eingestellt									
8^{55}	4,825	3,775	2,35	15,8	419,440	756,75	387,784			
9^{55}	5,7	4,6	2,2	15,9	418,341	748	382,039	5,745	2,9	
	Mit 0,200 g KCN auf 150 NL. eingestellt um 10^{17}									
10^{25}	4,55	3,8	2,35	16	419,785	756,5	387,610			
10^{55}	4,675	3,9	2,35	16	419,628	755,5	386,949	0,661	0,7	
11^{25}	4,775	4,0	2,35	16,1	419,503	754,5	386,134	0,815	0,8	
11^{55}	4,825	4,05	2,35	16,1	419,440	754	385,815	0,319	0,3	
12^{25}	4,9	4,1	2,35	16,2	419,346	753,5	385,290	0,525	0,5	
12^{55}	4,925	4,15	2,3	16,3	419,314	752,5	384,561	0,729	0,7	
	Ausgewaschen; eingestellt 2^{50}									
2^{55}	5,0	3,875	2,35	16,775	419,220	755,25	392,409			
3^{25}	5,3	4,2	2,3	16,775	418,843	751,5	390,110	2,289	2,3	
3^{55}	5,6	4,45	2,3	16,775	418,466	749	388,462	1,648	1,6	
4^{25}	5,975	4,8	2,25	16,8	417,995	745	385,953	2,509	2,5	

Versuch 86 B.

Giftgewöhnung

15. u. 16. XII. Barometer: 15. XII. 747 mm, 16. XII. 755 mm Hg.

Zeit	Ablesungen				Berechnungen			Sauerstoffkonsum		Bemerkungen
	H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Volum	Druck	corrig. Volum	Intervall	pro ½ Std.	
15.XII. 9^{40}	Eingestellt									
9^{45}	4,6	3,9	2,45	15,85	377,908	748,5	335,421			
12^{15}	6,2	5,525	2,05	16,1	376,097	728,25	333,915	11,506	2,8	
16.XII. 8^{55}	Eingestellt									
9^{00}	4,55	3,9	2,4	15,9	380,467	756,5	350,662			
10^{00}	5,65	5,025	2,1	15,95	379,254	742,25	343,553	7,109	3,55	

Fortsetzung des Versuches 86 B.

Zeit	Ablesungen				Berechnungen			Sauerstoffkonsum		Bemerkungen
	H_2O	Hg Innen	Hg Auß.	T °C.	Volum	Druck	corrig. Volum	Intervall	pro ½ Std.	
	Niveau									
	Mit 0,200 g KN auf 150 NL. eingestellt um 10^{32}									
10^{40}	4,6	3,925	2,45	16,0	380,408	756,25	351,138			
11^{10}	4,7	4,0	2,4	16,1	380,288	755	350,274	0,864	0,9	
11^{40}	4,75	4,1	2,4	16,15	380,228	754	349,665	0,609	0,6	
12^{10}	4,8	4,1	2,35	16,2	380,169	753,5	349,294	0,371	0,4	
12^{40}	4,85	4,175	2,35	16,3	380,109	752,75	348,724	0,570	0,6	
1^{10}	4,875	4,2	2,35	16,5	380,079	752,50	348,255	0,469	0,5	
	Ausgewaschen; eingestellt 3^{05}									
3^{10}	4,925	3,75	2,35	16,85	380,020	757	349,751			
3^{40}	5,25	4,05	2,3	16,85	379,731	753,5	347,838	1,913	1,9	
4^{10}	5,575	4,4	2,2	16,85	379,343	749	345,368	2,470	2,5	
4^{40}	5,9	4,725	2,15	16,85	378,955	745,25	343,254	2,114	2,1	

Versuch 88.

NL. mit Traubenzucker.

12. u. 13. XII. 04. Barometer: 12. XII. 753,5 mm, 13. XII. 738,5 mm Hg.

Zeit	Ablesungen				Berechnungen			Sauerstoffkonsum		Bemerkungen
	H_2O	Hg Innen	Hg Auß.	T °C.	Volum	Druck	corrig. Volum	Intervall	pro ½ Std.	
	Niveau									
12.XII. 10^{50}	Eingestellt									
11^{00}	4,75	3,875	2,3	16,4	419,664	754,05	385,562			
2^{00}	7,4	6,55	2,0	16,9	416,335	724,30	365,701	19,861	3,3	
	Mit 0,200 g KCN auf 150 NL eingestellt 2^{12}									
2^{20}	4,0	3,625	2,3	17,05	420,606	757,25	394,408			
2^{50}	4,125	3,7	2,3	17,05	420,449	756,5	393,871	0,537	0,5	
3^{20}	4,2	3,775	2,3	17,1	420,355	755,75	393,392	0,479	0,5	
3^{50}	4,275	3,85	2,3	17,05	420,260	755,00	392,913	0,479	0,5	
4^{20}	4,3	3,9	2,3	17,05	420,229	754,5	392,717	0,196	0,2	
	Ausgewaschen; eingestellt 4^{40}									
4^{50}	4,0	3,8	2,3	17,05	420,606	754,5	392,976			
5^{20}	4,175	3,875	2,3	17,05	420,389	753,75	392,383	0,593	0,6	
5^{50}	4,3	4,0	2,25	17,05	420,229	752	391,415	0,968	1,0	
6^{20}	4,5	4,2	2,2	17,05	419,978	749,5	389,789	1,626	1,6	
13.XII. 9^{15}	Eingestellt									
9^{30}	4,05	3,875	2,3	15,6	420,523	739	379,853			
10^{30}	4,525	4,35	2,2	15,7	419,947	733,25	375,262	4,591	2,3	

Versuch 90 A.

Giftgewöhnung.

8. u. 9. XII. Barometer 8. XII. 747,5 mm, 9. XII. 748 mm Hg.

Zeit	Ablesungen H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
8. XII.										
9^{55}	Eingestellt									
10^{05}	4,8	3,975	2,3	18,4	417,471	748,25	385,005			
11^{25}	6,225	5,45	2,15	18,35	416,681	732,00	376,007	8,998	3,0	
Mit 0,150 g KCN auf 150 ccm NL; eingestellt 12^{00}										
12^{10}	4,625	3,7	2,35	18,4	417,691	751,5	386,893			
12^{40}	4,675	3,775	2,35	18,45	417,628	750,75	386,382	0,511	0,5	
1^{10}	4,725	3,8	2,3	18,45	417,565	750	385,937	0,445	0,4	
1^{40}	4,75	3,85	2,3	18,5	417,534	749,5	385,584	0,353	0,4	
Ausgewaschen 1^{50}:										
9. XII.										
9^{35}	Eingestellt									
9^{45}	5,175	4,925	2,25	17,85	417,000	748,25	385,313			
11^{15}	6,4	6,2	2,1	17,9	415,462	724,00	371,387	13,926	4,6	
Mit 0,200 g KCN auf 150 NL; eingestellt 11^{35}										
11^{45}	4,325	3,175	2,35	18,1	418,068	756,75	382,380			
2^{45}	5,075	3,9	2,25	18,45	417,126	748,5	376,641	5,739	0,95	

Versuch 90 B.

Giftgewöhnung.

8. u. 9. XII. 04. Barometer wie oben.

Zeit	Ablesungen H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
8. XII.										
10^{40}	Eingestellt									
11^{00}	4,850	4,200	2,55	18,2	463,616	748,8	428,184			
12^{30}	6,55	5,9	2,3	18,25	461,729	729,3	415,264	12,920	4,3	
9. XII.										
9^{45}	Eingestellt									
9^{55}	4,825	4,275	2,55	17,7	463,644	748,6	420,202			
11^{25}	7,15	6,45	2,2	17,85	461,063	723,3	403,299	16,903	5,6	
Mit 0,200 g KCN auf 150 NL; eingestellt 12^{07}										
12^{17}	5,6	4,8	2,2	18	380,314	748	343,907			
2^{47}	6,05	5,15	2,0	18,35	379,239	742,5	339,782	4,125	0,8	

Versuch 91.

Giftgewöhnung.

2. u. 3. XII. 04. Barometer 2. u. 3. XII. 748 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro ½ Std.	Bemerkungen
2. XII.				Eingestellt 9^{40}						
11^{00}	6,275	5,050	2,4	16,7	453,225	738,5	407,021			
11^{30}	6,7	5,475	2,3	16,75	452,753	733,25	403,556	3.465	3,5	
12^{00}	7,15	5,9	2,2	16,85	452,253	728	399,979	3,577	3,6	
				Mit 0,200 g KCN auf 150 NL; eingestellt 2^{15}						
3^{10}	5,025	4,2	2,6	17,2	454,612	748	412,653			
3^{40}	5,1	4,275	2,6	17,25	454,529	747,25	412,059	0,594	0,6	
4^{10}	5,2	4,325	2,5	17,25	454,418	745,75	411,115	0,944	0,9	Beim Offnen ohne Geruch nach KCN
4^{40}	5,25	4,4	2,5	17,25	454,362	745	410,643	0,472	0,5	
				Ausgewaschen; eingestellt 5^{25}						
5^{35}	4,8	4,0	2,6	17,35	454,862	750	413,713			
6^{05}	5,0	4,2	2,6	17,375	454,640	748	412,387	1,326	1,3	
6^{35}	5,2	4,425	2,55	17,4	454,418	745,25	410,599	1,788	1,8	
3. XII.				Eingestellt 10^{10}						
10^{20}	4,925	4,05	2,6	16,45	454,723	751	415,052			
10^{50}	5,275	4,4	2,55	16,45	454,335	744,5	411,880	3,172	3,2	
11^{20}	5,7	4,825	2,45	16,5	453,863	740,25	408,964	2,916	2,9	
11^{50}	6,15	5,275	2,35	16,55	453,363	734,75	404,324	3,640	3,6	
1^{50}	8,00	7,125	2,00	16,7	451,310	712,75	390,895	14,429	3,6	
				Mit 0,200 g KCN; eingestellt 2^{15}						
2^{25}	4,125	3,9	2,6	16,775	455,611	751	424,073			
2^{55}	4,25	4,025	2,55	16,8	455,472	749,25	422,956	1,117	1,1	
3^{25}	4,475	4,25	2,5	16,8	455,223	746,5	421,173	1,783	1,8	
3^{55}	4,55	4,3	2,5	(16,85)	455,139	746	420,779	(0,394)	(0,4)	
4^{15}	4,575	4,4	(2,4)	16,9	455,112	744	419,515	1,264	1,9	

Versuch 92.

Giftgewöhnung.

22., 23. u. 24. XI. 04. Barometer 743 u. 741 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro ½ Std.	Bemerkungen
22. XI.				Eingestellt 11^{15}						
11^{25}	5,25	3,95	2,55	17,5	459,792	743,5	414,207			
11^{55}	5,9	4,55	2,45	17,6	459,071	736,5	409,389	4,818	4,8	
12^{25}	6,6	5,3	2,35	17,65	458,294	728	403,774	5,615	5,6	

Versuch 92.

Giftgewöhnung:

22., 23. u. 24. XI. 04. Barometer: 743 u. 741 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
Ohne Absorptionsmittel für CO_2, zur annähernden Bestimmung des Atmungskoeffizienten; neu eingestellt 12^{30}										
12^{40}	8,25	7,05	2,05	17,9	495,522	707,5	423,521			
1^{55}	8,2	7,00	2,05	18,1	495,578	707	422,843	– 0,778		also fast 1.
2^{25}	8,2	7,00	2,05	18,15	495,578	707	422,740	0,103		(siehe T).
Mit 0,200 g KCN eingestellt 2^{35}										
2^{45}	4,45	3,75	2,5	18,25	460,680	742,5	421,820			NL III
3^{15}	4,5	3,8	2,5	18,25	460,625	742	421,486	0,334	0,3	
3^{45}	4,55	3,875	2,5	18,25	460,569	741,75	421,292	0,174	0,2	
3^{45}	4,6	3,825	2,5	(18,3)	460,514	741,75	421,242	Bei künstl. Licht abgelesen.		
4^{15}	4,7	3,875	2,5	18,25	460,403	741,25	420,860	0,382	0,4	
4^{45}	4,7	3,9	2,5	18,25	460,403	741,0	420,715	0,145	0,1	
5^{15}	4,8	4,0	2,5	18,25	460,292	740	420,046	0,669	0,7	
Ausgewaschen; eingestellt 5^{35}										
5^{45}	3,7	3,4	2,6	18,25	461,513	746,7	424,859			
6^{15}	3,85	3,5	2,6	18,25	461,346	745,7	424,250	0,609	0,6	
8^{00}	4,95	4,35	2,4	18,25	460,125	736,2	417,718	6,532	1,8	
23. XI. Neu eingestellt 8^{55}										
9^{05}	5,35	3,9	2,55	17,3	459,681	742	422,004			
9^{35}	5,8	4,35	2,5	17,3	459,182	737	418,706	3,298	3,3	
10^{05}	6,4	4,95	2,4	17,3	458,516	730	414,118	4,588	4,6	
10^{35}	6,9	5,45	2,3	17,35	457,961	724	410,160	3,958	4,0	
Mit 0,200 g KCN; eingestellt 11^{00} (NL.)										
11^{10}	4,15	3,825	2,55	17,4	461,013	742,75	415,075			Beim Öffnen
11^{40}	4,725	4,375	2,5	17,5	460,375	736,75	410,833	4,242	4,2	ohne jeden
12^{10}	5,375	5,00	2,45	17,5	459,654	730,00	406,401	4,432	4,4	Geruch
1^{55}	7,625	7,275	2,0	17,65	457,156	702,75	388,226	18,175	5,2	nach KCN
Mit 0,200 g KCN auf NL III; eingestellt 2^{20}										
2^{45}	5,15	4,25	2,5	17,75	459,903	739	411,258			Beim Öffnen
3^{15}	5,85	4,9	2,4	17,75	459,126	730,5	405,742	5,516	5,5	ohne Geruch
3^{45}	6,65	5,75	2,3	17,8	458,238	721	399,484	6,258	6,3	nach KCN
24. XI. Ohne Giftzusatz; eingestellt 10^{45}										
10^{55}	4,45	3,8	2,55	16,85	460,375	743	415,720			
11^{35}	4,45	3,8	2,55	16,9	460,375	743	415,622	0,098	0,1	

Der Pilz stand in der Nacht auf giftfreier Nährlösung; doch war, da jeder Geruch nach Blausäure fehlte, ein Auswaschen nicht erfolgt. Am 24. morgens war der Pilz offenbar tot, ohne Turgeszenz und roch stark nach Ammoniak.

Versuch 94.

Im Raum mit konstanter Temperatur.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro $^1/_2$ Std.	Bemerkungen
9^{55}	Eingestellt									
10^{00}	4,65	3,8	2,45	24,3	453,538	765,02				
10^{10}	4,8	3,975	2,4	24,3	453,372	762,77	405,396			
10^{40}	5,6	4,75	2,25	24,3	452,484	753,52	399,546	5,850	5,85	
11^{10}	6,4	5,55	2,1	24,3	451,696	744,02	393,667	5,879	5,9	
Mit 0,200 g KCN; eingestellt 11^{14}										
11^{16}	3,525	3,1	2,35	24,3	420,963	771,02				
11^{25}	3,550	3,125	2,35	24,3	420,931	770,77	380,457			
11^{55}	3,7	3,275	2,3	24,3	420,743	768,77	379,270	1,187	1,2	
12^{5}	3,8	3,4	2,25	24,3	420,627	767,02	378,276	0,994	1,0	
12^{55}	3,9	3,5	2,2	24,3	420,492	765,52	377,393	0,882	0,9	
1^{55}	4,1	3,7	2,2	24,3	420,240	763,52	376,151	1,242	0,6	
2^{25}	4,25	3,825	2,15	24,3	420,052	761,77	375,095	1,056	1,1	

Versuch 96.

Gabe 0,800 g.

13. u. 14. II. 05. Barometer: 13. II. 759 mm, 14. II. 05 761 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro $^1/_2$ Std.	Bemerkungen
13. II.	Eingestellt 9^{12}									
9^{18}	4,75	3,6	2,15	16,4	462,907	763,5	430,664			
9^{48}	5,15	3,95	2,1	16,35	462,363	759,5	427,762	2,702	2,7	
10^{18}	5,65	4,4	2,05	16,35	461,908	754,5	424,674	3,288	3,3	
10^{48}	6,15	4,95	2,00	16,35	461,353	748,5	419,759	4,915	4,9	
Mit 0,800 g KCN auf 150 NL; eingestellt 11^{00}										
11^{05}	4,7	3,625	2,15	17,2	462,963	763,25	428,972			
11^{35}	4,7	3,625	2,15	17,2	462,963	763,25	428,972	0	0	
12^{05}	4,725	3,625	2,15	17,3	462,935	763,25	428,745	0,227	0,2	
12^{35}	4,75	3,675	2,175	17,4	462,907	763	428,375	0,370	0,4	
1^{05}	fast 4,8	3,7	2,175	17,55	462,852	762,75	427,879	0,496	0,5	
Ausgewaschen; eingestellt 1^{25}										
1^{30}	4,03	3,7	2,15	17,7	463,407	762,5	427,945			
2^{00}	4,475	3,825	2,15	17,7	463,213	761,25	427,051	0,894	0,9	
2^{30}	4,7	4,05	2,1	17,8	462,963	758,5	426,247	1,804	1,8	
3^{30}	5,225	4,45	2,0	17,9	462,380	753,5	421,456	4,794	2,4	
4^{00}	5,525	4,8	2,0	17,85	462,047	750,0	419,255	2,201	2,2	
4^{30}	5,8	5,1	1,95	17,8	461,742	746,5	417,082	2,173	2,2	
5^{00}	6,075	5,375	1,9	17,8	461,437	743,25	414,955	2,127	2,1	

Fortsetzung des Versuches 96.

Zeit	Ablesungen H_2O	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum Intervall	pro $^1/_2$ Std.	Bemerkungen
14. II.										
9^{35}					Eingestellt					
9^{40}	4,05	3,8	2,1	16,2	463,784	763	431,591			
10^{10}	4,3	4,025	2,1	16,1	463,407	760,75	430,144	1,447	1,5	
10^{40}	4,625	4,375	2,0	16,15	463,046	756,25	427,121	3,023	3,0	
11^{10}	5,00	4,7	2,0	16,2	462,630	753	424,772	2,349	2,35	
11^{40}	5,375	5,05	1,9	16,3	462,214	748,5	421,610	3,162	3,2	

Versuch 97.

0,400 g auf dest. Wasser. — Längere Dauer.

13., 14. u. 15. II. 05. Barometer: 13. II. 759 mm, 14. u. 15. II. 761 mm Hg.

Zeit	Ablesungen H_2O	Hg Innen (Niveau)	Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum Intervall	pro $^1/_2$ Std.	Bemerkungen
13. II.										
2^{18}					Eingestellt					
2^{23}	3,775	2,5	1,5	17,8	425,979	764,55	394,265			
3^{23}	5,5	4,15	1,05	17,7	423,812	743,55	381,457	12,808	6,4	
					Mit 0,400 g KCN auf 150 aq. dest.; eingestellt 3^{35}					
3^{40}	(3,325?)	2,7	1,4	17,85	426,554	761,55	393,131			
4^{10}	3,475	2,8	1,35	17,85	426,355	760,05	392,160	(0,971)		Unsicher
4^{40}	3,6	2,95	1,35	17,8	426,138	758,55	391,264	0,896	0,9	
5^{10}	3,725	3,025	1,3	17,8	426,041	757,30	390,517	0,747	0,7	
5^{40}	3,8	3,175	1,3	17,8	425,947	755,80	389,641	0,876	0,9	
8^{05}	4,1	3,45	1,3	17,4	425,570	753,05	388,586	1,055	0,2	
14. II.										Änderung des Barometerstandes, die langsam, hier konzentriert.
9^{00}	4,7	4,0	1,2	15	424,817	748,55	389,860	+ 1,274		
9^{30}	4,7	4,0	1,2	15	424,817	748,55	389,860	0	0	
10^{00}	4,7	4,0	1,2	15	424,817	748,55	389,860	0	0	
10^{30}	4,7	4,0	1,2	15	424,817	748,55	389,860	0	0	
					Ausgewaschen: eingestellt 10^{55}					
11^{00}	3,675	2,8	1,45	17,25	426,104	763,05	394,621			Pilz nicht mehr turgeszent.
12^{00}	3,575	2,7	1,45	17,35	426,230	764,05	395,098	+ 0,477		
2^{30}	3.425	2,575	1,45	17,8	426,417	765,30	395,074	— 0,024		
3^{30}	3,4	2,55	1,45	17,7	426,450	765,55	395,422	+ 0,348		
4^{30}	3,4	2,55	1,45	17,6	426,450	765,55	395,611	+ 0,189		
15. II.										
9^{15}	3,85	2,95	1,25	16,2	425,884	759,55	394,497	— 1,114		

Versuch 99.

Längere Dauer.

14., 15. u. 16. II. 05. Barometer 761 mm Hg.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro ½ Std.	Bemerkungen
14. II.										
2^{20}	Eingestellt									
2^{25}	3,825	3,25	2,25	17,0	461,180	768,6	430,79			
2^{55}	4,225	3,75	2,2	17,0	460,736	764,1	427,05	3,74	3,7	
3^{25}	4,7	4,25	2,1	17,1	460,209	758,1	423,693	3,357	3,4	
3^{55}	5,225	4,7	2,1	17,1	459,626	753,0	420,254	3,439	3,4	
	Mit 0,200 g KCN; eingestellt 4^{05}									
4^{10}	4,8	3,7	2,15	17,1	460,12	764,1	427,021			
4^{40}	5,0	3,7	2,15	17,1	459,898	764,1	426,823	0,198	0,2	
5^{40}	5,1	3,8	2,15	17,05	459.787	763,1	426,224	0,599	0,3	
6^{40}	5,2	3,9	2,1	17,05	459,676	761,6	425,286	0,938	0,5	
15. II.										
9^{10}	5,9	4,55	1,95	16,2	458,899	753,6	421,688	3,598	0,1	
9^{40}	5,9	4,6	1,95	16,25	458,899	753,1	421,331	0,357	0,4	
10^{10}	5,9	(4,575)	1,95	16,25	458,899	753,1	421,331	0	0	4,575 als Ablesungsfehler genommen
10^{40}	5,9	4,6	1,95	16,25	458,899	753,1	421,331	0	0	
11^{10}	5,9	4,6	1,95	16,3	458,899	753,1	421,207	0,124	0,1	
	Ausgewaschen; eingestellt 11^{47}									
11^{52}	5,0	3,7	2,15	16,4	459,88	764,1	428,247			
12^{22}	5,0	3,7	2,15	16,4	459,88	764,1	428,247	0	0	
12^{52}	5,025	3,725	2,15	16,4	459,852	763,85	428,016	0,231	0,2	
2^{12}	5,1	3,775	2,15	16,45	459,769	763,35	427,568	0,448	0,1	
4^{40}	5,2	3,85	2,15	16,5	459,658	762,6	426,931	0,637	0,1	
16. II.										
8^{30}	5,75	4,4	1,95	16,2	459,047	755,1	422,679	4,252	0,1	
10^{00}	5,8	4,4	1,95	16,2	458,992	755,1	422,629	0,050	0,02	

Versuch 100.

20., 21. u. 22. II. 05. Gabe 0,500 g. Längere Dauer.

Zeit	Ablesungen: H_2O (Niveau)	Ablesungen: Hg Innen (Niveau)	Ablesungen: Hg Auß. (Niveau)	T °C.	Berechnungen: Volum	Berechnungen: Druck	Berechnungen: corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	Sauerstoffkonsum: pro ½ Std.	Bemerkungen
20. II.	Eingestellt 10^{02}									
10^{05}	4,475	3,6	2,15	17,65	464,700	764,1	430,165			
10^{35}	4,85	3,925	2,1	17,6	464,284	760,35	427,724	2,441	2,4	
11^{05}	5,35	4,4	2,05	17,6	463,629	755,1	424,039	3,685	3,7	

Fortsetzung des Versuches 100.

Zeit	Ablesungen: H_2O Niveau	Hg Innen Niveau	Hg Auß. Niveau	T °C.	Berechnungen: Volum	Druck	corrig. Volum	Sauerstoffkonsum: Intervall	pro ½ Std.	Bemerkungen
					Mit 0,500 g KCN auf 150 NL; eingestellt 11^{15}					
11^{20}	4,55	3,7	2,15	17,7	464,620	763,1	429,410			
11^{30}	4,625	3,775	2,1	17,7	464,537	761,85	428,607	0,803	—	T-Ausgleich
11^{45}	4,675	3,8	2,1	17,7	464,481	761,6	428,450	0,157	0,3	
1^{45}	4,8	3,925	2,1	18,05	464,342	760,35	426,842	1,608	0,4	
2^{15}	4,825	3,95	2,1	18,1	464,314	760,1	426,596	0,246	0,2	
2^{45}	4,85	3,975	2,1	18,15	464,286	759,85	426,327	0,269	0,3	
3^{15}	4,9	4,0	2,1	18,2	464,231	759,6	426,031	0,296	0,3	
3^{45}	4,9	4,025	2,1	18,175	464,231	759,35	425,743	0,288	0,3	
4^{15}	4,95	4,1	2,1	18,15	464,176	758,60	425,510	0,233	0,2	
5^{15}	5,05	4,2	2,1	18,1	464,063	757,6	424,935	0,575	0,3	
8^{15}	5,275	4,4	2,1	17,9	463,813	755,6	423,964	0,971	0,2	
					Ausgewaschen; eingestellt 8^{35}					
8^{40}	4,6	3,675	2,2	17,8	464,560	763,85	429,582			
21. II. 9^{10}	5,6	4,6	2,05	16,9	463,450	753,10	424,197	5,385	0,2	
2^{10}	5,8	4,8	2,05	17,1	463,338	751,10	422,550	1,647	0,2	
4^{10}	5,875	4,85	2,05	17,25	463,255	750,60	421,881	0,669	0,2	
22. II. 9^{00}	7,25	6,3	1,9	16,6	461,729	734,60	412,62	9,261	0,3	

II. Kohlensäureproduktion.

Nr. 2.

13. u. 14. VII. 04. Gabe: 0,200 g auf 150 ccm NL.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
13. VII. 10—11	Luft durchgeleitet; ab 10^{20} Pilz angeschloss.				Die CO_2-Produktion ist hier stets in Milligramm CO_2 angegeben.
11—12	Normal		18,45	18,45	
2^{50}—3^{55}	CO_2 freie Luft durchgeleitet				
4—5	0,200 g KCN auf 150 NL		1,23	1,23	
5—6			0,85	0,85	
14. VII. 8^{50}—9^{50}	Apparat mit Pilz gelüftet				
9^{50}—10^{50}	Normal		22,65	22,65	

Nr. 3.

14. VII. 04. Gabe: 0,100 g auf 150 ccm NL.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
$11^{05}—11^{55}$	CO_2 freie Luft durch Apparat und Pilz				
$11^{55}—12^{55}$	Normal		21,05	21,05	
$4^{00}—4^{50}$	Apparat CO_2 frei gemacht				
$4^{50}—5^{50}$	0,100 g KCN auf 150 NL		3,85	3,85	
$5^{50}—6^{50}$			5,85	5,85	

Nr. 5.

3. u. 5. XI. 04. Gabe: 0,200 g auf 150 NL.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
3. XI. 12—1	CO_2 freie Luft durch Apparat mit Pilz				
$1^{10}—2^{10}$	Normal	17,5	21,5	21,5	
$2^{15}—2^{45}$	Apparat CO_2 frei gemacht				
$2^{45}—3^{45}$	0,200 g KCN auf 150 NL	17,9	2,1	2,1	
$3^{45}—4^{45}$		18,1	2,7	2,7	
	Ausgewaschen:				
$4^{55}—5^{55}$	Normal	18,35	8	8	
$6^{07}—7^{07}$	„	18,55	13,2	13,2	
4. XI. $3^{45}—4^{30}$	Luft durch Apparat und Pilz				
$4^{30}—5^{30}$	Normal	19	24,3	24,3	

Nr. 6.

7. XI. 04. Gabe: 0,200 g auf 150 NL.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
$8^{50}—9^{50}$	CO_2 freie Luft durch Apparat und Pilz				
$9^{50}—10^{50}$	Normal	18,4	19,5	19,5	
$12^{30}—1^{25}$	Apparat CO_2 frei gemacht				
$1^{25}—2^{25}$	0,200 g KCN auf 150 NL	18,8	2,9	2,9	Es fällt etwas $BaCO_3$ aus, da versäumt wurde, Pilz und Nährlösung vor dem Einschalten zu lüften.
$2^{25}—3^{25}$		18,8	1,8	1,8	Baryt-Wasser völlig klar.
	Ausgewaschen:				
$3^{45}—4^{15}$	CO_2 freie Luft durch Apparat und Pilz				
$4^{15}—5^{15}$	Normal	19	7,6	7,6	
$5^{15}—6^{15}$	„	18,9	13	13	

Nr. 7.

9. XI. 04. Gabe: 0,200 g auf 150 NL.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
11—12	CO_2 freie Luft durch Apparat und Pilz				
12^{05}—1^{05}	Normal	18,6	14,4	14,4	
2^{40}—3^{20}	Apparat CO_2 frei gemacht				Pilz u. KCN 5 Min. an der Wasserstrahlpumpe gelüft.
3^{30}—4^{30}	0,200 g KCN auf 150 NL	18,8	2,4	2,4	Wenig Min. infolge falsch. Hahnstellung gew. Luft durchgesaugt
4^{30}—5^{30}		18,9	1,8	1,8	
	Ausgewaschen:				
5^{40}—6^{05}	CO_2 freie Luft durch Apparat und Pilz				
6^{05}—7^{05}	Normal	—	6,3	6,3	

Nr. 9.

11. u. 12. II. 05. Gabe: 0,400 g KCN auf 150 NL

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
11. II. 8^{45}—9^{15}	CO_2 freie Luft durch Apparat und Pilz				
9^{15}—10^{15}	Normal		14,8	14,8	
10^{15}—11^{30}	Apparat CO_2 frei gemacht				Pilz an Luftpumpe f. kurze Zeit
11^{30}—12^{30}	0,400 g KCN		1,3	1,3	Baryt-Wasser völlig klar
12^{30}—1^{30}	auf 150 NL		0,668	0,7	
	Ausgewaschen:				
2—3	Normal		2,980	3,0	
3—4	„		3,5	3,5	
4—5	„		4,5	4,5	
5—6	„		4,5	4,5	
12. II. 10^{00}—10^{30}	CO_2 freie Luft durch Apparat und Pilz				
10^{30}—11^{30}	Normal		19	19	

Nr. 10.

19. u. 20. II. 05. Gabe: 0,400 g KCN.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
19. II. 9^{25}—9^{55}	CO_2 freie Luft durch System mit Pilz				
9^{55}—10^{55}	Normal	18,5	13,1	13,1	
10^{55}—11^{40}	App. CO_2 frei gemacht; Pilz 5 Min. gelüftet				
11^{40}—12^{40}	0,400 g KCN	18,5	1,9	1,9	
12^{40}—1^{40}	auf 150 NL	18,5	1,7	1,7	

Fortsetzung von Nr. 10.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
	Ausgewaschen:				
3^{04}—4^{04}	Normal	18,4	2,8	2,8	
4^{04}—5^{04}	"	—	6,2	6,2	
20. II. 9^{40}—10^{10}	CO_2 freie Luft durch Apparat mit Pilz				
10^{10}—11^{10}	Normal	18,8	8,6	8,6	

Versuch 11.

26. u. 27. II. 05. Gabe: 0,400 g KCN.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
26. II. 10^{40}—11^{10}	CO_2 freie Luft durch Apparat und Pilz				
11^{10}—12^{10}	Normal	16,6	9,1	9,1	
2^{05}—2^{40}	Apparat CO_3 frei gemacht				
2^{40}—3^{40}	0,400 g KCN	17,4	1,1	1,1	Barytwasser ganz leicht getrübt.
3^{40}—4^{40}	auf 150 NL.	17,4	0,8	0,8	Barytwasser völlig klar.
	Ausgewaschen:				
27. II. 9^{20}—9^{50}	CO_2 freie Luft durch Apparat und Pilz				
9^{50}—10^{50}	Normal	16,8	8,1	8,1	

Versuch 8.

Blind d. h. ohne Pilzdecke.

. 7. II. 05. Gabe: 0,200 g KCN (zur Bestimmung der Fehlergrenze).

Zeit	T	Titerabnahme entspricht mg CO_2	Bemerkungen
7. II. 2^{25}—3^{05}	CO_2 freie Luft durch Apparat		Ohne Nährlösung.
3^{05}—3^{15}			+ NL mit 0,200 g KCN auf 150 ccm.
3^{55}—4^{55}	15	1,1	
4^{55}—5^{55}	17	0,6	

womit außerdem erwiesen ist, daß bestimmbare Quantitäten KCN nicht in die Barytröhren übergehen.

Versuche mit Äther:

Versuch 2.

21. u. 22. XI. 04. Gabe: 7 Vol.-% Äthyl-Äther. NL II.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
21. XI. 3^{00}—5^{10}	7% Äther		nicht gemessen		3^{30} schien sehr geschrumpft. 5^{10} ohne Turgessenz.
22. XI. 3—4	Luft durchgesaugt		mg		alte Decke geimpft am 4. XI., viel Sporen.
4^{10}—5^{00}	Normal	18,1	2,5	3.0	
5^{10}—6^{10}	"	18,1	2,8	2,8	auf neue NL II.

Versuch 3.

2. u. 3. XII 04. Gabe: 7 Vol.-%. NL II.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
2. XII. 10^{40}—11^{25}	Luft durchgesaugt		mg		
11^{25}—12^{25}	Normal	17,1	15,7	15,7	
2^{50}—3^{50}	7 % Äther	17,3	3,7	3,7	
4^{12}—5^{12}	Normal		1,0	1,0	
3. XII. 3^{20}—4^{20}	„		verunglückt		

Versuch 4.

5. u. 6. XII. 04. Gabe: 7 Vol.-%. Langsames Auswaschen.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
5. XII. 10^{00}—10^{30}	CO_2 freie Luft durchgesaugt				
10^{30}—11^{30}	Normal	17,6	16,4	16,4	
1^{45}—2^{00}	gelüftet				
2^{05}—3^{05}	Äther 7 %		1,7	1,7	
Äther-Lösung allmählich durch 1 % Salpeterlösung ersetzt:					
4^{05}—5^{05}	Normal		1,1	1,1	Der Pilz schon beim Herausnehmen, also vor Beginn des Auswaschens geschrumpft
5^{20}—6^{20}	„	18,2	0,6	0,6	
6. XII. 3—4	„		gelüftet		
4—5	„	18,6	1,0	1,0	

Versuch 5.

24. u. 25. II. 04. 6 Vol.-% Äther.

Zeit	Behandlung	T	CO_2-Produktion Intervall	pro 1 St.	Bemerkungen
24. II. 9^{25}—9^{55}	CO_2 freie Luft durchgesaugt				
9^{55}—10^{55}	Normal	17,	13,3	13,3	
11^{20}—12^{20}	6 % Äther	17,1	5,8	5,8	
12^{20}—1^{20}	6 % Äther	17,2	1,2	1,2	
1^{35}—3^{40}	Ausgewaschen und gelüftet				Pilz untergetaucht
3^{43}—4^{43}	Normal		3,2	3,2	
25. II. 9^{30}—10^{00}	CO_2 freie Luft durchgesaugt				
10—11	Normal	17,2	1,0	1,0	Am 26. Pilz untergetaucht, tot.

Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel V bis VII und 1 Textfigur.

Durch experimentelle Eingriffe verschiedener Art können Zellteilungsvorgänge unterbrochen werden, ohne daß eine dauernde Schädigung der Protoplasten damit notwendigerweise verbunden sei. Tochterkernanlagen, die unter solchen Umständen einer noch ungeteilten Mutterzelle zufallen, pflegen weiterhin in einen einzigen Kern zu verschmelzen, der doppelt so viel Chromosomen wie unter normalen Verhältnissen führt. Eine besondere Tragweite schien dieser Vorgang neuerdings zu gewinnen, weil ihm eine autoregulative Reduktion der Chromosomenzahl folgen und die normalen Verhältnisse wieder herstellen sollte. B. Němec glaubte zum mindesten diesen autoregulativen Vorgang als wahrscheinlich hinstellen zu dürfen, und zwar sollte er auf dem Wege einer echten Reduktionsteilung sich vollziehen. Traf das zu, so war es nicht ohne weitgehendere Bedeutung, unter anderem auch für das Problem der mutmaßlichen Pfropfhybriden. Entsprechende Untersuchungen hatten bereits ergeben, daß auch diese Organismen eine normale Chromosomenzahl führen, während man die doppelte der normalen bei ihnen zu erwarten hatte, falls eine vegetative Verschmelzung diploider Kerne ihnen den Ursprung gab. Nunmehr konnte aber, so schien es auch hier, eine autoregulative Herabsetzung der Chromosomenzahl zur Hilfe herangezogen werden.

Daher ich das Bedürfnis empfand, mir über die Vorgänge, die auf künstlich veranlaßte Verschmelzungen diploider Kerne in den Protoplasten folgen, ein eigenes Urteil zu bilden.

Wir haben die von B. Němec in dieser Richtung gemachten Angaben uns vorerst zu vergegenwärtigen.

B. Němec[1]) sah an Keimwurzeln von *Pisum sativum* — und an diese will ich mich hier zunächst halten — nachdem er sie chloralisiert, ausgewaschen und hierauf weiter kultiviert hatte, die durch Kernverschmelzungen veranlaßte Doppelzahl der Chromosomen allmählich weniger häufig werden und schließlich schwinden[2]). Über die Ursache dieser Erscheinung spricht sich Němec nur vorsichtig aus. Er faßt drei Möglichkeiten ins Auge[3]). Es könnte sein, meint er, daß die doppelkernigen Zellen der untersuchten Wurzeln aus dem meristematischen Teil des Vegetationkegels in die hintere Streckungs- und Dauerzone übergetreten seien. Nicht minder wäre es möglich, daß Initialzellen, die den eigentlichen Vegetationspunkt ausmachen, falls sie zweikernig werden, ihre Funktion einbüßen. Endlich könnte eine autoregulative Reduktion der Chromosomenzahl der Doppelkerne auf die Hälfte in Betracht kommen. Daß letzterer Vorgang in den chloralisierten Wurzeln sich vollziehe, würde schwer zu beweisen sein. Denn zur Feststellung einer heterotypischen und homöotypischen Teilung seien die untersuchten Objekte wenig geeignet. Němec vermag nur Fälle für *Pisum* anzuführen, „welche eine stattgehabte Reduktion wahrscheinlich machen können". „In einigen Zellen, in welchen man nach allen sonstigen Anzeichen eine Teilungsfigur mit doppelter Chromosomenzahl erwarten könnte, gab es je eine Figur mit der normalen Chromosomenzahl". „Ich meine", so schließt Němec seine Auseinandersetzung, „diese Fälle machen eine Reduktion der Chromosomen recht wahrscheinlich"[4]). Damit wären aber, meint Němec, im vegetativen Gewebe, in meristematischen Zellen, dieselben Vorgänge gegeben, „welche sonst mit der Entwicklung der Sexualprodukte und mit der Befruchtung zusammenhängen. Man könnte schließen, daß die Fähigkeit zur Kernverschmelzung und zur gesetzmäßigen Modifikation der Chromosomen eigentlich allen normal einkernigen Zellen zukomme, daß aber diese Fähigkeit unter normalen Verhältnissen bloß bei der geschlechtlichen Fortpflanzung sich zu äußern Gelegenheit habe".

Das von Němec befolgte Verfahren bestand darin, 2—3 cm lange Keimwurzeln von *Pisum sativum* bei einer Temperatur von 20° C. 1 cm tief in 0,75%ige Chloralhydratlösung zu tauchen und

1) Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIX, 1904, S. 668.

2) a. a. O., S. 687 u. 689.

3) a. a. O., S. 723.

4) a. a. O. S. 724.

diese 1 Stunde lang einwirken zu lassen. Ein Teil der chloralisierten Wurzelspitzen wurde hierauf fixiert, die übrigen Keimpflanzen in Wasser von 18—21° C. 1 Stunde lang gewaschen. Hierauf folgte wiederum die Fixierung einer Anzahl von Wurzelspitzen, während die anderen Pflänzchen in feuchte Sägespäne kamen, um erst nach 3, 5 1/2, 17, 20, 27 und 41 Stunden ihre Wurzeln an das Fixativ abzugeben. Als solches diente Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure. Die Objekte wurden in toto mit Parakarmin durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Die Untersuchung der sofort nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln lehrte, daß die ruhenden Kerne unverändert waren, in den Teilungsfiguren aber die Spindelfasern und Verbindungsfäden besonders gelitten hatten. Das führte vielfach, wie schon den eine Stunde nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln zu entnehmen war, zur Bildung zweikerniger Zellen. In chloralisierten Wurzeln, welche 20 Stunden lang in Sägespänen verweilt hatten, fand man zweikernige Zellen vorwiegend in den der Streckungszone nahe liegenden Teilen; in den jüngeren Partien waren sie seltener. Hingegen wiesen letztere hier und da in besonders langen Zellen je einen großen Kern auf, der sich zuweilen eingeschnürt zeigte und meist schon ein Spirem führte. Es ließ sich kaum bezweifeln, daß ein solcher Kern der Verschmelzung von zwei Kernen, die infolge gestörter Zellteilung derselben Zelle zugefallen waren, seine Entstehung verdankte. — Durch abnorme Rekonstruktion gestörter Kernteilungen bildeten sich in den chloralisierten Wurzelspitzen auch Zellen mit mehreren ungleich großen Kernen. Diese hatten verschieden viel Chromosomen für ihre Wiederherstellung erhalten. Doch traten Němec solche Bilder nur in den ersten Stunden nach der Chloralisierung entgegen; 20 Stunden später waren, allem Anschein nach, auch solche Kerne zu einem einzigen verschmolzen. Im Spindelstadium zeigten die großen Kerne in ihrer Kernplatte 28 Chromosomen statt 14, also die doppelte Zahl der normalen. Sind zwei getrennte Kerne in einer Zelle vertreten, so weist jeder von ihnen die Normalzahl der Chromosomen auf. Teilungen solcher zweikerniger Zellen liefern drei Zellen, von denen die mittlere zweikernig, die beiden andern einkernig sind. Die Scheidewände können dabei abnorme Orientierung erhalten, die beiden Kerne der mittleren Zelle sich auch zu einem einzigen vereinigen. — In Wurzeln, die erst 27 Stunden nach der Chloralisierung fixiert wurden, ließen sich Teilungen mit doppelter

Chromosomenzahl in den Kernen und so auch zweikernige Zellen nur noch recht selten antreffen. In einer ziemlich großen, schon einmal erwähnten Zelle, in der, im Hinblick auf ihre Größe, entweder zwei Kerne oder ein Doppelkern wäre zu erwarten gewesen, fand Němec eine Teilungsfigur mit nur 14 Chromosomen. „Es ist zwar schwierig, auf einen Fall eine kategorische Behauptung aufzustellen, aber mir scheint es", schreibt Němec [1]), „möglich zu sein, daß in dieser Zelle eine Reduktion der Chromosomen vor sich gegangen ist". — In Wurzelspitzen, die er nach 41 Stunden untersuchte, fand Němec in allen Teilungsfiguren nur die Normalzahl der Chromosomen vor. — Schließlich bemerkt Němec noch, daß die chloralisierten Wurzeln, die unter normalen Verhältnissen weiter kultiviert werden, zunächst ein stark herabgesetztes Wachstum zeigen, das erst etwa im Verlaufe von 60 Stunden auf die normale Höhe steigt. In den ersten 24 Stunden erscheint außerdem die Streckungszone der Wurzelspitze bedeutend verdickt, „welche Verdickung jedoch allmählich in den neuen Zuwachszonen verloren geht."



Fig. 125, S. 688. Jahrb. f.wiss.Bot., Bd. XXXIX.

Ich schalte nebenan das Bild der Teilungsfigur ein, von der Němec meint, daß sie für eine Reduktion der Chromosomenzahl spreche. In Wirklichkeit läßt sich für eine solche Annahme nur geltend machen, daß sich in der betreffenden Zelle, ihrer Größe entsprechend, eine größere Chromosomenzahl unter den gegebenen Verhältnissen erwarten ließ. Die Chromosomen selbst verraten in nichts, daß sie einer Reduktionsteilung ihren Ursprung verdanken. Etwas anderes wäre es, wenn sie in diesem Stadium der Anaphase Paare bilden möchten, aus denen man auf eine Längsspaltung in den Prophasen des betreffenden Teilungsschrittes, ohne darauf folgende Trennung der Längshälften in den Metaphasen, schließen könnte. Gerade in dem dargestellten Zustand der Anaphase pflegen ja die beiden Längshälften jedes Chromosoms, welche durch die Eigenart einer Reduktionsteilung demselben Tochterkern zugewiesen werden, sich besonders zu markieren. Das beigefügte Bild verrät aber derartige Verhältnisse nicht; es spricht somit weit mehr gegen als für eine stattgehabte Reduktionsteilung. Hätte eine Verminderung der

1) a. a. O., S. 688.

Chromosomenzahl hier also wirklich stattgefunden, so würde das gegebene Bild eher den Gedanken anregen können, daß sie in einer anderen Weise als bei heterotypischer Reduktionsteilung sich vollzogen habe.

B. Němec verfolgte bei der Untersuchung seiner chloralisierten Wurzeln vornehmlich den Zweck, festzustellen, daß es keine Amitosen sind, die durch die Chloralisierung ausgelöst werden. Zu diesem Ziel, das er völlig erreichte, genügte das von ihm angewandte Fixierungsverfahren, sowie auch eine Durchfärbung der Objekte in toto. Seine Bilder zeigen anderseits, daß seine Fixierung und Färbung für das Studium karyokinetischer Einzelheiten durchaus unzureichend war. Da ich nun gerade in diese den Schwerpunkt meiner Untersuchung verlegen wollte, so sorgte ich für entsprechend vollkommene Fixierung und Färbung des Materials. Die Fixierung erfolgte mit Chrom-Osmium-Essigsäure, die Färbung mit Safranin-Gentiana-Orange oder mit Eisenhämatoxylin. Letzteres Verfahren wurde schließlich fast allein angewandt und lieferte im Anschluß an die möglichst sorgfältig ausgeführte Fixierung Bilder, wie sie in diesem Augenblick vollkommener wohl nicht zu erreichen sind. Das zeigte im besonderen der Anblick der gespaltenen Chromosomen, deren Längshälften so scharf gegeneinander absetzten, als wären sie mit Feder und Tinte gezogen.

Als Untersuchungsmaterial dienten die Hauptwurzeln von Erbsenkeimlingen.

Um ganz sichere Vergleiche zu ermöglichen, wurde die Chloralisierung dieser Wurzeln ganz nach der Němecschen Vorschrift ausgeführt; ebenso das darauf folgende Auswaschen der Objekte und deren weitere Kultur. Außer der Fixierung nach 3, 5 ½, 17, 20, 27 und 42 Stunden wurde eine solche auch nach 24 und 35 Stunden vorgenommen. Normale Wurzelspitzen aus Parallelkulturen, gleichzeitig fixiert, dienten wiederholt zur Kontrolle. Die Schnitte in den Serien waren 10 Tausendstel Millimeter dick. Von den 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln kamen auch einige Querschnittserien zur Darstellung. Überhaupt erwies sich der letztgenannte Zeitpunkt der Fixierung als der wichtigste für die Lösung der gestellten Aufgabe, so daß entsprechendes Material wiederholt für die Untersuchung vorbereitet wurde.

Negative Ergebnisse wiegen eine positive Angabe nur bei entsprechender Häufung auf. Danach hatten sich meine Beobachtungen zu richten. Ihre Zahl ist so groß, daß ich bestimmt behaupten

kann, daß heterotypische Reduktionsteilungen in chloralisierten Erbsenwurzeln nicht vorkommen. — Wie wir sahen, war die entgegengesetzte Němecsche Behauptung nur auf einen Fall gestützt und die Natur dieses Falles außerdem sehr fraglich. Daher meine ich, daß die Angabe über autoregulative Herabsetzung der Chromosomenzahl in chloralisierten Erbsenwurzeln durch heterotypische Reduktionsteilung endgültig aus der Literatur gestrichen werden darf.

In chloralisierten Wurzeln, deren Fixierung nach 3 und 5 ½ Stunden erfolgte, fanden sich alle jene Zustände vor, wie sie Němec eingehend und richtig geschildert hat[1]). Ich finde seiner Schilderung nichts Wesentliches hinzuzufügen. Man hat in solchen Wurzeln die Folgen aller Störungen, welche die Chloralisierung auf die im Gang befindlichen Teilungsvorgänge von Kernen und Zellen ausübte, vor Augen. Da sind zweikernige Zellen besonders häufig zu sehen, in welchen die Kerne einander dicht berühren, während sie doch aber auch getrennt bleiben können. Die Zelle zeigt durch ihre Dimensionen an, daß sie zur Teilungsgröße herangewachsen war, sie kann auch den Anfang einer Scheidewandbildung aufweisen. Kerne, die vor Beginn der Metaphasen in ihrem Teilungsvorgang gestört wurden, können unregelmäßig konturierte Körper darstellen, die so aussehen, als wäre ihre amitotische Teilung im Gange. Unter Umständen hat das Chloralhydrat auch den Zerfall solcher Mutterkerne oder der in Rekonstruktion begriffenen Tochterkerne in eine Anzahl ungleich großer Teilkerne veranlaßt. Kerne, welche die Chloralisierung im Ruhestadium antraf, haben sichtbare Veränderungen nicht erfahren, sind aber doch insoweit beeinflußt worden, daß sie erst nach längerer Erholung sich zu teilen vermögen. Daher die nach 3 und 5 ½ Stunden fixierten Wurzelspitzen durch den Mangel an Teilungsfiguren ausgezeichnet sind. Denn nur ganz vereinzelt trifft man Kerne in Prophasen an, keinesfalls solche, die über das Spindelstadium hinausreichen.

Nach 20 Stunden stellt sich das Bild ganz anders dar. Da sind die mit mehr als einem Kern versehenen Zellen weit seltener geworden, dagegen fallen einzelne Zellen durch ihren großen Kern und gleichzeitig dann meist auch durch bedeutendere Dimensionen auf. Einzelne der großen Kerne trifft man mit vermehrter Chromosomenzahl in Teilung an. Noch ausgeprägter treten solche Erscheinungen nach 27 Stunden hervor.

---

1) a. a. O., S. 671, 672.

Auf die an den zuletzt genannten Wurzeln gemachten Beobachtungen soll nun des näheren eingegangen werden. Da B. Němec angibt[1]), daß in chloralisierten Erbsenwurzeln, die er nach 27 Stunden fixiert hatte, die Zahl der mit doppelter Chromosomenzahl sich teilenden Kerne in starker Abnahme schon begriffen war, so mußten Reduktionsteilungen in noch vorhandenen Doppelkernen hier besonders oft zur Ansicht gelangen. War doch auch die Figur, die Němec für die Anaphase einer Reduktionsteilung halten möchte, einer solchen Wurzel entnommen[2]). Eine heterotypische Reduktionsteilung ist mir nun, trotzdem ich viel hunderte von Doppelkernen in Teilung sah, niemals begegnet. Ich fand sie nicht in den nach 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln, und ebensowenig, wie ich gleich hinzufüge, in denen, die nach 20, 24, 35 und 42 Stunden in die fixierende Flüssigkeit gelangten. Wie Kernplatten und Spindeln aussehen, zeigen unsere Figuren 1, 2 und 3, Taf. V. Die Kernspindel (Fig. 1) lag in genau medianem Längsschnitt vor, und ich habe in sie auch nur jene Chromosomen eingetragen, die bei ganz geringer Veränderung der Einstellung in die Erscheinung traten. Diese Kernplatte war, trotz ihrer hohen Chromosomenzahl, sehr regelmäßig ausgestaltet, und es fiel in ihr schon auf den ersten Blick eine paarweise Gruppierung der längsgespaltenen Elemente auf. Ich habe die bei höherer Einstellung gezeichneten Chromosomen dunkler markiert als die tieferen. Das erste Chromosom links deckt mit seiner (in dem Bilde) unteren Längshälfte die obere Hälfte des tiefer gelegenen. Beide präsentieren sich im Präparat in ihrer ganzen Länge. Das zweite und das dritte Paar von links waren schräg orientiert, auch die beiden Elemente jedes Paares nicht übereinstimmend. Ähnlich verhält es sich mit den letzten beiden Paaren an der rechten Seite, während in dem dritten Paare von rechts die beiden Chromosomen nebeneinander liegen. Von allen den Paaren, ausgenommen dem ersten auf der linken Seite, kamen nur begrenzte Stücke zur Darstellung. Die Schärfe, mit der die beiden Längshälften jedes Chromosoms sich zeichneten, der Mangel jeder irgendwie erkennbaren Quellung an ihnen, zeugte für die vorzügliche Fixierungsart.

Die eben beschriebene Kernplatte sieht keinesfalls wie eine heterotypische Reduktionsplatte aus, doch könnte meine Schilderung

---

1) a. a. O., S. 687.

2) Fig. 125 S. 688 a. a. O., das von mir zuvor reproduzierte Bild.

immerhin den Gedanken erwecken, daß ihr Bau zu einer Art Reduktionsteilung sich verwenden ließe. Denn die paarweise Gruppierung der Chromosomen ist bisher in typischen Kernplatten nicht aufgefallen, sie könnte somit eine besondere Einrichtung hier vorstellen, durch die erreicht wird, daß, wie bei der heterotypischen Reduktionsteilung, ganze Chromosomen sich voneinander trennen und ihre beiden Längshälften demselben Pol zuführen.

Das ist nun nicht der Fall, vielmehr wandern die Längshälften jedes Chromosoms nach entgegengesetzten Polen. Die paarweise Zusammenfügung der Chromosomen ist in dieser Kernplatte durchaus verschieden von jener in heterotypischen Reduktionsplatten. Wir werden uns weiterhin mit ihr eingehend beschäftigen und nach einer Erklärung für sie suchen. Sind für typische Kernplatten paarweise Lagerungen der Chromosomen bisher nicht angegeben worden, so liegt der Grund nur darin, daß man sie nicht beachtet hat. Man braucht nur die Bilder der Kernplatten typischer Teilungen in früheren Publikationen durchzusehen, um sich zu überzeugen, wie häufig in Wirklichkeit ihre Elemente eine solche Anordnung verraten.

So auffällig wie in unserer Fig. 1 ist freilich die Sache nur selten. Das lehren auch schon unsere Figg. 2 und 3, Taf. V, die gleich Fig. 1 syndiploide Kernplatten — wie ich sie des weiteren nennen will — zeigen. In beide Kernplatten, die in ihrer ganzen Ausdehnung, bei etwas schräger Lage, zur Beobachtung vorlagen, habe ich sämtliche Chromosomen eintragen können, da sie in demselben Schnitt sich befanden. In der Kernplatte Fig. 3 war die Längsspaltung der Chromosomen gegen Fig. 2 etwas weniger weit fortgeschritten. Daß die Längshälften der Chromosomen in Fig. 3 nicht so scharf wie in Fig. 2 voneinander absetzten, war anderseits zum Teil durch die Fixierung bedingt, die in diesem Falle unvollkommener ausfiel. Dessen ungeachtet zeichnete ich diese Kernplatte und nahm sie unter meine Figuren auf, weil sie mir in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes einer 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzel entgegentrat. An diese Tatsache werde ich weiterhin zu erinnern haben.

In die aus einem einfach diploiden Kern hervorgegangene Spindel (Fig. 4) habe ich nur die gleichzeitig bei medianer Einstellung sichtbaren Chromosomen eingetragen. Von einer paarigen Anordnung der Chromosomen ist dabei nichts zu bemerken. Diese Figur wurde auch gezeichnet, bevor ich auf die Erscheinung aufmerksam wurde, und sie sollte nur dazu dienen, einen Vergleich der

Durchmesser von diploiden und syndiploiden Kernspindeln meiner Präparate zu gestatten.

In Fig. 5 ist eine syndiploide Kernplatte zu sehen, mit beginnendem Auseinanderrücken der Längshälften der Chromosomen. Nur die gleichzeitig sichtbaren Chromosomen sind eingetragen. Ein weiter fortgeschrittenes Stadium des Auseinanderrückens, bei ebenfalls syndiploider Kernplatte, führt die Fig. 6 vor.

Doch besonders instruktiv sind die Polansichten der diploiden wie der syndiploiden Kernplatten. Solche Ansichten trifft man nur ganz vereinzelt in den Längsschnitten der Wurzeln an. Wenn man ihnen dort aber begegnet, können sie unter Umständen sehr willkommene Bilder liefern. Denn sie pflegen alsdann, wie unsere Fig. 18, Taf. V zeigt, in der Längsrichtung der Zellen gestreckt zu sein. Um Polansichten von Kernplatten in großer Zahl studieren zu können, zog ich aber Querschnitte der Wurzeln zu Hilfe.

Ich weise hier zunächst auf meine Figg. 8 bis 15, Taf. V hin, die eine entsprechende Zahl diploider Kernplatten, also Kernplatten mit der normalen Chromosomenzahl, vorführen. Da stellt man alsbald fest, daß diese Normalzahl, wie auch Němec richtig angibt, 14 beträgt[1]). Diese Zahl erfährt nur ganz selten in den chloralisierten Wurzeln eine Ausnahme, deren Grund später zu nennen sein wird. Untersucht man normale Wurzeln, d. h. Wurzeln, die nicht chloralisiert worden waren, auf diese Verhältnisse, so kann man oft Hunderte von Kernplatten durchmustern, ohne einer anderen Zahl als 14 zu begegnen. Doch wird man darauf zu achten haben, daß die Chromosomen sich gelegentlich gegenseitig decken können oder auch untereinander zusammenhängen, was sich hier aber meist leicht erkennen läßt. Schwieriger war seinerzeit die Sicherstellung der konstanten Zahl der Chromosomen in den diploiden Kernen von *Galtonia* und *Funkia*[2]), weil dort die an sich verschiedene Länge dieser Chromosomen im Einzelfall die Entscheidung darüber, ob nur ein Chromosom vorliegt oder zwei, ja selbst mehr der Chromosomen vereinigt blieben, erschwert. Außerdem schienen bei *Funkia* noch besondere Verhältnisse obzuwalten, auf die ich zurückkommen will.

1) Seinerzeit meinte Dr. Zörnig im hiesigen Institut nur sechs Chromosomenpaare in den Gonotokonten der Erbse zu finden (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI, 1905, S. 149), während Wm. A. Cannon (The Spermatogenesis of Hybrid Peas (Bull. of the Torrey Bot. Club, Vol. XXX, 1903, S. 519) bereits 7 angab.

2) Vgl. meinen Aufsatz, Typische und allotypische Kernteilung, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, 1906, H. 17.

Beim Studium nicht chloralisierter Vergleichswurzeln der Erbse fiel es auf, daß auch in diesen, wenn auch nur vereinzelt, syndiploide Zellen, beziehungsweise Zellreihen vorkommen können. Meist trifft man diese Erscheinung in den äußersten Zellschichten der Wurzelspitze an, doch sind sie auch in deren Innern nicht ganz ausgeschlossen. Die untersuchten Wurzeln waren im Gewächshaus in feuchten Sägespänen erzogen worden. Welche störenden Einflüsse, Verwundung durch kleine Tiere oder dergleichen mehr, die Bildung von syndiploiden Kernen im Einzelfall veranlaßten, muß ich dahingestellt lassen. Daß verschiedene Ursachen diese Erscheinung bedingen können, ist besonders durch die Arbeiten von Hugo Miehe[1]) und B. Němec[2]) bekannt.

In den so überaus schön und gleichmäßig ausgebildeten Kernplatten der Erbsenwurzel ist, sobald man erst einmal auf das in Betracht kommende Verhalten aufmerksam wurde, weiterhin gar nicht mehr zu übersehen, daß die Chromosomen Paare bilden. Nicht die Größenunterschiede sind es hier, welche Anknüpfungspunkte für diese Beobachtung schaffen, vielmehr ihre gegenseitige Lagerung. Die Vorstellung, daß dergleichen zu erwarten sei, hatte ich seinerzeit auf Grund theoretischer Erwägungen gefaßt und eben deshalb *Galtonia* und *Funkia* zur Untersuchung gewählt, weil mir deren verschieden große Chromosomen Anknüpfungspunkte für das Bestehen der Paare gewähren konnten. Das Ergebnis lautete bereits dahin: „daß die elterlichen Chromosomen in den Kernen der sporophyten Generation nicht zwei gesonderte Gruppen bilden, daß vielmehr die homologen Chromosomen in gegenseitiger Nähe sich befinden“ [3]).

Ich habe mit Absicht eine größere Zahl von Kernplatten der Erbsenwurzel hier gezeichnet, damit sie ein Bild der möglichen Verschiedenheiten gewähren. Ich war bemüht, jedes Chromosom in Lage, Gestalt und Größe genau wiederzugeben und führte jede Zeichnung im Anblick des Präparats gleich fertig zu Ende. Es dürfte auffallen, daß in diesen Polansichten der Kernplatten die Längsspaltung der Chromosomen nicht so sichtbar ist wie in den Seitenansichten, so daß man zunächst meinen könnte, sie sei weniger

1) Über die Wanderung des pflanzlichen Zellkerns. Flora, Bd. 88, 1901, S. 105.

2) Im besonderen die aufeinander folgenden Mitteilungen über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen in den Stzber. d. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften in Prag, 1903 und 1904 und zuletzt in den Studien über die Regeneration, 1905, S. 200.

3) Typische und allotypische Kernteilung. a. a. O. S. 19.

weit fortgeschritten. Tatsächlich hängt das aber nur damit zusammen, daß in dieser Ansicht die beiden Längshälften der Chromosomen einander decken. — In Fig. 8, Taf. V, die wir nunmehr auf die Lagerungsverhältnisse ihrer Chromosomen prüfen wollen, ist an der rechten Seite die Anordnung zu Paaren unverkennbar. In der linken Hälfte fällt sie nicht auf, weil die homologen Chromosomen hier nicht in eine entsprechende, ihre Beziehungen deutlich machende seitliche Lage rückten. An dem obersten Paar links zeigen zwei Chromosomen ihre Zusammengehörigkeit aber dadurch an, daß sie an einem Ende sich berühren. Auch die untersten zwei Chromosomen im Bilde markieren sich noch ziemlich gut als Paar, während das bei den zwei über ihnen befindlichen Chromosomen nicht der Fall ist. Das rechte Chromosom dieses Paares könnte ebenso gut auch dem rechts von ihm gelegenen zugezählt werden, von dem es fast berührt wird. So gibt denn gleich diese erste von uns betrachtete polare Ansicht einer Kernplatte das Maß an, nach dem wir unsere Ansprüche an die Deutlichkeit der Paarenbildung zu richten haben. Tatsächlich folgen die homologen Chromosomen in dem den Knäuel bildenden, aus dem Gerüstwerk eines Kerns herausgesonderten Faden fortlaufend aufeinander (Fig. 41 und 42, Taf. VII) und erst eine später stattfindende Gruppierung bringt sie in eine mehr oder weniger parallele sie als Paare kennzeichnende Lage. Diese Orientierungsbewegung kann aber durch verschiedene Ursachen verhindert werden, und in dem Maße als sie unterbleibt, ist die Zusammengehörigkeit der homologen Chromosomen weniger markiert oder ganz unkenntlich. — Sehr schöne Gruppierung in Paaren zeigt die Fig. 9, Taf. V an ihrer unteren und oberen Seite, hingegen nicht in dem dazwischen liegenden Abschnitt. In letzterem ist das linke Paar gespreizt als solches dennoch deutlich zu erkennen, weil seine beiden Glieder an dem einen Ende zusammenhängen. Die beiden Chromosomen des rechten Paares sind zwar annähernd parallel gelagert, doch ziemlich stark auseinander gerückt und getrennt durch das eine zwischen sie hineinragende Glied des zuvor genannten Paares. — In Fig. 10 lassen sich die zusammengehörigen Glieder auch unschwer erkennen. Zwei Paare zeigen die Verbindung ihrer Chromosomen an den Enden. — Auffallend schön traten fast alle Paare in Fig. 15 hervor. — Weniger gut in Fig. 12, wo die Entscheidung über das, was zusammengehört, zum Teil nicht sicher zu treffen war. Zwei Chromosomen an der rechten Seite dieser Figur hatten eine gleichsinnige

Drehung um ihre Achse ausgeführt, durch welche ihre Längsspaltung in der Polansicht sichtbar wurde. Diese zwei Chromosomen sind einander so ähnlich, daß ich sie für die homologen Glieder eines Paares halten möchte, ungeachtet sie dies durch ihre Lage nicht verraten. — Auch aus der Fig. 15, Taf. V ergibt sich nur für einen Teil der Chromosomen die Zusammengehörigkeit hinreichend deutlich aus der Lage. — Eine peripherische Zelle des Periblems, die im Querschnitt sich ziemlich stark abgeflacht zeigte (Fig. 11), wies an der einen Seite ihrer Kernplatte, der rechten im Bilde, die Paare deutlich auf, während an der anderen Seite die Chromosomen stark zusammengedrängt lagen, wodurch die tatsächlich vorhandene Paarbildung verdeckt wurde. — Die Figg. 12 und 13 führen noch zwei andere Kombinationen vor, die einer weiteren Erläuterung nicht bedürfen. Ein entschieden seltener Fall liegt in Fig. 7 vor, wo die Chromosomen aller Paare, ein Paar nur ausgenommen, sich an dem einen ihrer Enden verbunden zeigen. In einem Teil dieser Paare ist auch die übliche Umbiegung unterblieben, so daß sie nur wenig gekrümmte, ja zum Teil fast gerade, entsprechend lange Stäbchen darstellen. Auch in der Seitenansicht wird durch ein derartiges Verhalten ein eigenes Aussehen der Kernplatte verliehen, diese scheint alsdann nur wenige Chromosomen zu führen. Es können solche Chromosomen zugleich verschiedentlich an den Spindelfasern emporgerichtet sein und den fremdartigen Habitus der Kernplatte noch erhöhen. Unter Umständen sind diese sich so verhaltenden Chromosomen auch dicker, sie sehen wie gequollen aus und dann wird es deutlich, daß sie keinen ganz normalen Zustand darstellen.

In den syndiploiden Kernplatten (Fig. 17 und 18, Taf. V) zählt man, wie auch B. Němec schon festgestellt hat, 28 Chromosomen. Man wird zahlreiche Polansichten solcher Kernplatten durchmustern können, bevor man auf eine Abweichung von der Zahl (Fig. 16) stößt. Da eine solche Ausnahme einen ganz bestimmten Grund hat[1]), der die Regel nur bestätigt, so kann man behaupten, dass in Erbsenwurzeln auch die Verschmelzungsprodukte der Kerne die Zahl der in den Verband eingetretenen Chromosomen festhalten.

Studiert man nun näher den Aufbau solcher syndiploider Kernplatten in Polansichten, so wird man auch in ihnen die paarweise Gruppierung der Chromosomen wiederfinden (Fig. 17 und 18, Taf. V). Die weitere Frage, die sich dann aufwirft, ist die, ob nicht auch

---

1) Vgl. weiter S. 495.

in einem solchen phylogenetisch nicht vorgesehenen Verschmelzungsprodukt die homologen Paare einander aufsuchen und ob nicht daraus Gruppierungen zu je vier Chromosomen sich ergeben. Da die Chromosomen der Erbsenkerne einander annähernd gleichen und aus ihrem Aussehen sich somit keine Anknüpfungspunkte zu ihrer Unterscheidung ergeben, so werden auch Fälle zur Beobachtung kommen, wo man auf eine nähere Zusammengehörigkeit von vier Chromosomen, die der Zufall annähernd parallel zueinander stellte, schließen könnte. Eine entsprechende Häufung der Beobachtung lehrt aber, daß es sich in solchen Fällen wirklich nur um eine zufällige Erscheinung handelt, welche diese Gruppierung veranlaßte. Im übrigen bekommt man in solchen syndiploiden Kernplatten nur Chromosomenpaare, nicht Doppelpaare zu sehen. Durch die Vereinigung der beiden elterlichen Chromosomen sind augenscheinlich die durch ihre Homologie veranlaßten Anziehungen in diploiden Kernen ausgeglichen, und es bleibt keine ungesättigte Affinität übrig, um die homologen Paare von zwei diploiden Kernen zusammenzuführen. Während die Vereinigung der haploiden Kerne im Geschlechtsakte auf chemotaktischen oder sonstigen Wirkungen beruhen mag, die sich zwischen den Chromosomen geltend machen, ist allem Anschein nach eine sich vollziehende Vereinigung von Kernen in einer durch Zufall mehrkernig gewordenen Zelle, ein Vorgang anderer Art. Ich möchte fast meinen, daß diese Verschmelzung, die ja meist erfolgt, wenn auch nicht immer zu erfolgen braucht, den Kernen aufgezwungen wird durch den Protoplasten, weil dieser normaler Weise nur auf einen Kern zentriert ist. Der Umstand, daß die Verschmelzung der Kerne in bestimmten Fällen auch unterbleiben kann und daß sie dann in gleichen Abständen im Protoplasten, gleichsam auf verschiedene Brennpunkte, sich verteilen, scheint mir meine Ansicht nur zu stützen. Dann zeigt sich eben deutlich, daß eine Anziehung zwischen diesen diploiden Kernen fehlt und daß sie an sich die Neigung haben, sich auf besondere Aktionssphären zu verteilen, falls nicht stärker wirkende zentralistische Bestrebungen des Protoplasten sie daran hindern.

Ich komme nach alledem zu dem Ergebnis, daß die diploiden Kerne, die in chloralisierten Erbsenwurzeln miteinander verschmelzen, sich nicht gegenseitig durchdringen, vielmehr als solche getrennt in dem Synkarion verharren.

Die Kernspindel, die aus einem Synkarion der chloralisierten Erbsenwurzel angelegt wird, ist dessenungeachtet, wie wir das an

unseren Bildern schon konstatieren konnten, regelmäßig ausgebildet (Fig. 1, 2 und 3, Taf. V). Man sieht ihr als solcher nicht an, daß sie aus einem syndiploiden Kern hervorging, und nur ihre Größe und die bedeutende Chromosomenzahl, die sie führt, verraten ihren Ursprung. Das Kinoplasma bestimmte augenscheinlich wieder diese einheitliche Ausgestaltung der ganzen Teilungsfigur, und die Spindelfasern haben für die gleichmäßige Verteilung der Kernplattenelemente gesorgt. Die aus solchen Kernplatten hervorgegangenen Tochterkernanlagen können einen einzigen Tochterkern bilden, der außer seiner Größe und Chromosomenzahl nichts Auffälliges darbietet. Doch oft vollziehen sich während der Abgrenzung der Tochterkernanlagen Trennungen, die den mangelhaften inneren Zusammenhang in ihnen verraten und die häufig zur Entstehung von je zwei Tochterkernen führen, auch die Bildung einer größeren Zahl von Kernen veranlassen können. Es ist, als wenn mit Schwund der Spindelpole der zentrierende Einfluß schwände, der alle die vorhandenen Chromosomen einheitlich zusammenhielt. Besonders häufig erfolgt es dann, daß die zusammengehörenden Chromosomen als je ein Kern abgegrenzt werden, daß aus der syndiploiden Anlage somit zwei normale diploide Kerne hervorgehen. Es kann aber, wenn auch weit seltener, eine größere Anzahl kleinerer unvollwertiger Kerne entstehen oder ein normalwertiger Kern und einige kleine unvollwertige Kerne, oder ein überwertiger und ein unterwertiger Kern. Ich habe den Eindruck gehabt, als wenn diese Erscheinungen nicht sowohl durch Abstoßung unter den Bestandteilen der beiden Kerne, als vielmehr durch Mangel der Anziehung unter ihnen veranlaßt wären. Durch gegenseitige Abstoßung könnte nicht gut ein überwertiger und ein unterwertiger Kern aus der Anlage hervorgehen. Der Mangel an Anziehung läßt aber sekundäre Einflüsse wechselnder Art zur Geltung kommen, die vom Cytoplasma ausgehen. Aus den geschilderten Erscheinungen erklärt es sich also, daß man, wenn auch nur äußerst selten, einer überwertigen Kernplatte begegnet[1]) wie Fig. 16, Taf. V, die mehr als die normale, aber doch nicht ganz die doppelte Zahl an Chromosomen führt. In dem abgebildeten Falle waren 18 Chromosomen vorhanden. Wie ein Teilungsbild aussehen kann, das ungleichwertige Kerne liefert, zeigt unsere bei schwächerer Vergrößerung dargestellte Fig. 19, Taf. V. Da sind in der mittleren Zelle neben den beiden

---

1) Sie gehörte einer Exodermiszelle an.

breiteren Anlagen für Tochterkerne auch zwei schmälere zu sehen, aus denen kleinere Kerne hervorgehen würden. Ihren Ursprung fand diese Teilungsfigur in einem syndiploiden Kern, wie ihn die nächst tiefere Zelle der Figur führt. In einer Zellreihe (Fig. 21, Taf. V), die ich ebenfalls bei schwächerer Vergrößerung abgebildet habe und die zu oberst einen normal diploiden Kern aufweist, sieht man in der syndiploiden Reihe, die nach abwärts folgt, zwei Zellen, in welchen neben einem größeren Kern ein kleinerer liegt. — Kernplatten mit einer unter der normalen gelegenen Chromosomenzahl, die aus solchen kleinen Kernen hervorgehen müßten, trifft man nur äußerst selten an, was damit zusammenhängt, daß solche kleinen Kerne bei der nächsten Mitose wieder in die größere Teilungsfigur aufgenommen oder, ohne in den Teilungszustand einzutreten, resorbiert oder auch wohl aus dem Protoplasten herausgedrängt werden. Der Fall einer Teilungsfigur mit nur wenigen Chromosomen wird uns durch die Figur 22b, Taf. VI in der Anaphase vorgeführt. In derselben Zelle ist unten, am Rande einer großen Vakuole, ein zweiter im Zerfall begriffener Kern zu sehen. Die Lage, in der sich diese Zelle im Periblem der Wurzel befand, ist aus der Fig. 22a, Taf. VI zu entnehmen. Man bemerkt, daß sie seitlich von einer Zellreihe abgegliedert wurde, die zum Teil noch syndiploide Kerne führt und deren Ursprung auf solche Kerne zurückzuführen ist. In Fig. 20b, Taf. V, hat man ein Beispiel vor Augen, wo ein Kern von der Teilung ausgeschlossen wurde und in Resorption begriffen, in dem Verbindungsfadenkomplex, dem Phragmoplasten, wie ihn einst Errera nannte, der anderen Teilungsfigur liegt. Die Zugehörigkeit dieser Zelle zu einer syndiploiden Zellreihe ergibt sich aus der Fig. 20a, Taf. V. In Fig. 23b, Taf. VI, der wir nunmehr unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollen, tritt uns eine Zelle mit syndiploidem, in Prophase befindlichem Kern entgegen. Zwei aus der Teilung eines dem Anschein nach kleineren Kerns hervorgegangene Tochterzellen sind, mitsamt geringer Cytoplasmamassen, von dem großen Protoplasten abgegrenzt worden und bereits in Zerfall begriffen. Die Schrumpfung ist an dem links gelegenen Protoplasten weiter als an dem rechten fortgeschritten. Die Fig. 23a stellt diese Zelle im Verband mit angrenzenden Zellen dar.

Allem Anschein nach fehlt auch vegetativen haploiden Kernen die Neigung, sich zu durchdringen, wenn der Zufall sie in einer

Zelle zusammenführt und der Protoplast sie zwingt, sich zu vereinigen. Ungeachtet jedes Chromosom nur in Einzahl in solchen Kernen vertreten ist, geht, wie ich aus den vorhandenen Angaben schließen möchte, den homologen Chromosomen jener Grad der Affinität ab, der sie zur Paarenbildung veranlassen könnte. Zum mindesten für *Spirogyra* legen die vorhandenen Schilderungen, soweit sie hierzu überhaupt ausreichen, die Vermutung nahe, daß es zu einer innigen Verschmelzung ihrer Kerne bei einer vegetativen Vereinigung nicht kommt[1]). Selbst wo eine Zusammenführung haploider Kerne in vegetativen Zellen an Stelle eines Befruchtungsaktes getreten ist, kann es an jener sexuellen Affinität der Chromosomen und der daraus folgenden gegenseitigen Durchdringung der äußerlich verschmelzenden Kerne fehlen. Ein Beispiel hierfür geben die Uredineen ab, die zwei Teilungsfiguren in den Zellen jener Generation bilden, die aus der vegetativen Vereinigung von zwei haploiden Kernen in derselben Zelle hervorgeht[2]). Recht belehrend wäre die Klarlegung des Verhaltens der Kerne in den Zellen solcher Farnsporophyten, die apogam an haploiden Prothallien entstehen. Sie nehmen, wie durch J. B. Farmer und J. E. S. Moore[3]) bekannt wurde, ihren Ursprung aus haploiden Prothalliumzellen, in welche benachbarte haploide Kerne einwandern, um mit deren Kernen diploide Produkte zu liefern. Die ausführliche Abhandlung, welche diesen Vorgang und andere apogamische Erscheinungen bei Farnen behandelt, ist soeben von J. B. Farmer und L. Digby veröffentlicht worden[4]), doch erteilen die Bilder keine Antwort auf die von mir hier aufgeworfene Frage. Das hängt damit zusammen, daß diese Frage die Autoren selbst nicht beschäftigt hat, sie ihr daher auch eine besondere Aufmerksamkeit nicht zuwenden konnten, daß außerdem die Chromosomen der untersuchten Farne so zahlreich sind und so gedrängt liegen, daß es ihrer paarigen Zusammengehörigkeit nicht eben leicht fallen

1) Ich möchte hierzu im besonderen auf C. van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung, Bot. Zeitg., I. Abt., 1903, S. 238 und J. J. Gerassimow, Über die Größe des Zellkerns, Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. XVIII, 1904, S. 48 hinweisen.

2) Es genügt, wenn ich an dieser Stelle Vernon H. Blackmans Arbeit, On the Fertilisation, Alternation of Generations and General Cytology of the Uredineae, in Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904, S. 323, anführe.

3) On the Cytology of Apogamy and Apospory, I Preliminary Note on Apogamy, Proceed. of Roy Soc., Bd. LXXI, 1903, S. 457.

4) Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Bot., Bd. XXI, 1907, S 161.

würde, sich in parallelen Anordnungen zu äußern. Anderseits ist in den diesbezüglichen Kernteilungsbildern[1]) auch nichts von irgend einer Sonderung der Chromosomen in zwei gesonderte Gruppen zu bemerken, so daß man aus diesen Bildern weit eher auf eine gegenseitige Durchdringung der haploiden Kerne in dem diploiden Produkt, als auf das Gegenteil schließen möchte.

Doch wir treten nunmehr an das besonders wichtige Ergebnis heran, zu dem B. Němec in seinen Untersuchungen gelangt zu sein meint, daß nämlich in den chloralisierten *Pisum*-Wurzeln jene Kernteilungen, die eine doppelte Chromosomenzahl aufweisen, allmählich verschwinden, so daß man in Wurzelspitzen, „welche 42 Stunden nach der Chloralisierung fixiert wurden, keine Teilungen mit doppelter Chromosomenzahl mehr antrifft“[2]). — Wir haben im vorausgehenden festgestellt, daß es nicht heterotypische Reduktionsteilungen sind, auf welche diese Erscheinung zurückgeführt werden könnte, da solche Teilungen nicht stattfinden. Weiter gelangten wir zu dem Ergebnis, daß von den durch Němec erörterten Möglichkeiten, aus denen sich die beobachtete Verminderung der syndiploiden Teilungsfiguren ergeben kann, jene zutrifft, die mit dem Übertritte der doppelchromosomigen Kerne in die Streckungszone und das Dauergewebe rechnet. Das trifft aber nur für Wurzeln zu, in welchen, nach der Chloralisierung, Doppelkerne nicht im Meristem der Wurzelspitze selbst zustande kamen. Němec meint nun, dort fänden Kern- und Zellteilungen nur ziemlich selten statt; auch ließe sich annehmen, daß Meristemzellen, wenn sie zweikernig wurden, „wegen ihrer geringeren Teilungsfähigkeit nach der Chloralisierung, die Funktion der Initiale verlieren und normale Nachbarzellen dieselbe aufnehmen“. Übrigens treten diese Möglichkeiten bei Němec in seinen weiteren Erörterungen zurück, da ihm Reduktionsteilungen, als Ursache der ganzen Erscheinung, „recht wahrscheinlich“ sind[3]), somit andere Annahmen überflüssig machen.

In Wirklichkeit ergibt sich aus den Beobachtungen, wenn deren Zahl hinreichend groß ist, daß man in den Spitzen chloralisierter Wurzeln syndiploide Teilungsfiguren um so länger nach der Chloralisierung antrifft, je näher solche doppelkernigen Zellen am Vegetationspunkt entstanden. So wurde die in Fig. 3, Taf. V dar-

1) a. a. O., Taf. XIX, Fig. 57 und 60.
2) a. a. O., S. 723.
3) a. a. O., S. 724.

gestellte syndiploide Kernspindel, nur drei Zellen weit vom organischen Scheitel, einer Wurzel entnommen, die 27 Stunden nach der Chloralisierung in das Fixativ gelangte. In dieser Wurzel, wenn sie weiter gewachsen wäre, hätte man jedenfalls lange noch syndiploide Teilungsfiguren nachweisen können. So traf ich denn solche auch in manchen der erst 35 und 42 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzeln an. Die Figuren 22 u. 23, Taf. VI führen uns anderseits doppelkernige Zellen aus der Streckungszone von Wurzeln vor, welche wir 27 Stunden nach der Chloralisierung fixiert hatten. Hier waren somit, wie diese Bilder lehren, zahlreiche Zellen dieser Art in das ältere Gewebe übergegangen. Fig. 24, Taf. VI entstammt einer Stelle, die etwa 1,5 mm, Fig. 23 einer anderen, die etwa 2 mm vom Vegetationspunkte entfernt lag. Beide Bilder stellen Rindenzellen dar. Die Größe der doppelkernigen Zellen überwiegt zunächst noch deutlich die der einkernigen, und das bleibt auch weiterhin so, doch mit der Einschränkung, daß die Unterschiede sich immer mehr abschwächen. Die mit der Doppelzahl der Chromosomen ausgestatteten Kerne neigen in steigendem Maße dazu, nachdem sie aus der Sphäre aktiver Teilungstätigkeit getreten sind, gelappte, an Amitosen erinnernde Gestalten anzunehmen, die auch wohl zu einer völligen Trennung der Bestandteile führen können.

Tatsächlich wirken aber auch bestimmte Einflüsse dahin, die Zahl der bei der Chloralisierung zunächst entstandenen doppelkernigen Zellen ein wenig einzuschränken. Nicht alle diese Zellen gelangen somit in ältere Wurzelteile. Wie wir zuvor schon feststellten, daß unterwertige Kerne öfters der Resorption anheimfallen, oder daß sie aus dem ursprünglichen Zelleib herausgedrängt werden und dann zugrunde gehen, so konnten wir unter Umständen konstatieren, daß ähnliche Schicksale übermächtige Zellen zu treffen vermögen. Denn es kommt nicht eben selten vor, daß Zellreihen mit syndiploiden Kernen von einer absterbenden Zelle unterbrochen werden, deren Kern Zeichen der Desorganisation verrät. Diesen Eindruck machte beispielsweise die unterste Zelle der mittleren Zeile in Fig. 26, Taf. VI. Ihr Kern erschien sehr inhaltsarm, während bläschenförmige Gebilde gleichzeitig das ihn umgebende Cytoplasma durchsetzten. Die Zelle war sehr lang, dem Anschein nach unfähig, sich noch zu teilen. Auch die nächst höher gelegene überlange Zelle, mit zwei unsymmetrisch verteilten, etwas ungleichen Kernen, konnte nicht mehr als völlig gesund gelten. Ihre über

einer syndiploiden Zelle stehende Nachbarin zur Linken, war zur Zeit der Fixierung schon tot. Es machte den Eindruck, als hätte ein hypertrophisches Wachstum hier zu Funktionsstörungen geführt. Das Bild war einer 35 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzel entnommen. Ebenso zeigt die Fig. 27, Taf. VI unten rechts eine abgestorbene Zelle, die nur noch Inhaltsreste führt. Daß diese Zelle syndiploid war, erkennt man an ihrer Größe und an dem Verbande, in dem sie steht. Die Figuren 28 und 29, Taf. VI aus chloralisierten Wurzeln, die nach 27 Stunden fixiert wurden, weisen je eine abgestorbene, schon geschrumpfte Zelle in den zur Darstellung ausgewählten Längsreihen auf. In Fig. 28 ist die betreffende Zelle zum größten Teil schon resorbiert. Ähnlich in dem durch Fig. 30 vergegenwärtigten Falle. In Fig. 31 ist eine im Beginn der Resorption begriffene, sowie eine andere zur Seite gedrängte und schon fast verschwundene Zelle zu sehen; endlich in Fig. 32 drei aneinander stoßende, abgestorbene Zellen. Auf sie folgt nach unten eine großkernige Zelle. Ob diese abgestorbenen Zellen auch syndiploid gewesen sind, ließ sich freilich nicht mehr entscheiden. Wiederholt fiel mir auf, daß, wenn syndiploide Kerne infolge der Chloralisierung, besonders nahe am Vegetationspunkt entstanden waren, Störungen dort sich besonders häufig einstellten, und unter Umständen das Absterben einer ganzen Anzahl von Zellen veranlaßten. Die Fig. 33, Taf. VI führt uns eine abgestorbene Zelle an der Grenze von Periblem und Plerom, aus einer 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierten Wurzel vor.

Doch auch in Wurzelspitzen, die solche extreme Erscheinungen nicht aufweisen, pflegt das Vorhandensein zweikerniger Zellen in den betroffenen Zellreihen zum mindesten Orientierungsstörungen der Scheidewände zu veranlassen. B. Němec hat bereits angegeben, daß, wenn in zweikernig gewordenen Zellen die Kerne, ohne verschmolzen zu sein, in Teilung eintreten, sie dies gleichzeitig tun[1]). Das führt zur Entstehung je einer oberen und unteren einkernigen und einer mittleren zweikernigen Zelle. Von dieser mittleren Zelle können nun die beiden Kerne verschmelzen oder auch getrennt bleiben und den Vorgang ihrer gleichzeitigen Teilung wiederholen. Öfters wurden bei solchen Teilungen die Phragmoplasten schräg zur Längsachse der Zelle gestellt und die Scheidewände entsprechend verschoben. Besonders stark machen sich die Ab-

1) a. a. O., S. 684.

weichungen in der Anordnung der Scheidewände geltend, wenn syndiploide Zellen eine ungewohnte Breite erlangen. Dann wird auch wohl eine diploide Zelle in derselben Längsreihe quer gedehnt und veranlaßt, sich der Quere und nicht der Länge nach zu teilen. Demgemäß sieht man öfters eine breite syndiploide Zellreihe sich in zwei diploide fortsetzen. Übrigens können solche durch syndiploide Kerne erzeugte, im normalen Bau nicht vorgesehenen Zellerweiterungen Spannungen veranlassen, die zu einer Trennung benachbarter Zellreihen und zu seitlichen Verschiebungen innerhalb der einzelnen Reihe selbst führen. Beides ist in unserer Fig. 34, Taf. VI zu sehen. — Wegen sonstiger Unregelmäßigkeiten, Verdopplung der Reihen u. dgl. m. wären die Figuren 21, 24, 25, 32, Taf. VI zu vergleichen. Ein ganz eigenes Bild bot eine Zellreihe dar, die ich einer Wurzel entnahm, die 27 Stunden nach der Chloralisierung fixiert wurde. Zu oberst in dem ihr entnommenen Bilde (Taf. VI, Fig. 35a) ist ein syndiploider Kern im Teilungszustand zu sehen; darunter die verdoppelte Zellreihe mit normal diploiden Kernen, hierauf zu unterst wieder nur eine bedeutend vergrößerte Zelle mit einer großen Zahl kleiner Kerne. Diese Zelle ist in Fig. 35b bei stärkerer Vergrößerung wiederholt. Als Beispiel einer extremen Ablenkung der Teilungsfiguren füge ich noch die Fig. 36, Taf. VI hinzu, während ich für alle sonstige Mannigfaltigkeit möglicher Teilungsvorgänge in den chloralisierten Wurzeln auf die Bilder verweise, die B. Němec in den Text seiner Abhandlung eingeschaltet hat.

Eine überwältigende Summe von Tatsachen, die meiner Ansicht nach eine andere Deutung nicht zulassen, spricht nach dem heutigen Stande unseres Wissens für die Individualität der Chromosomen. Trotz dieser Fülle an Beweismaterial dürfte der hier vorliegende Fall, welcher zeigt, daß auch durch Chloralhydrat veranlaßte, also künstlich erzeugte Synkarionten an der ihnen zugewiesenen Chromosomenzahl festhalten, eine weitere willkommene Bestätigung dieser Vorstellung bilden. Die Chromosomenzahl besteht eben auch unter solchen Verhältnissen fort, weil sie erblich fixiert ist. Der Schwerpunkt der Erscheinung liegt trotzdem eigentlich nicht in dieser Zahl, vielmehr in der Konstanz der jedem Kern zukommenden Erbeinheiten. Ich habe meine Ansichten hierüber in dem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung[1])

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 18, 49.

entwickelt und zu begründen gesucht. Wo die Zahl der Chromosomen stetig oder nur gelegentlich infolge unterbliebener Trennung gegebener Einheiten eine Änderung erfährt, spricht das nicht gegen die Individualität der Chromosomen. Ebensowenig wird die Individualitätslehre dadurch erschüttert, daß in einzelnen Fällen auf bestimmten Entwicklungszuständen eine Segmentierung der Chromosomen sich vollzieht und in einer, ebenfalls erblich fixierten Weise, deren Zahl sich ändert. Das geschieht beispielsweise in einem auf die Synapsis folgenden Stadium in den Pollenmutterzellen von *Funkia Sieboldiana*[1]). Endlich darf gegen die Individualitätslehre der Chromosomen auch nicht jener ganz eigenartige Fall herangezogen werden, der sich bei den Ascariden während der Eifurchung abspielt. Da hat bekanntlich Th. Boveri[2]) nachgewiesen, daß die Chromosomen der somatischen Kerne ihre verdickten Enden abstoßen. Nur die für Urgeschlechtszellen bestimmten Kerne behalten diese Enden bei. Die Chromosomen der somatischen Kerne werden zugleich in eine weit größere Zahl kleinerer Chromosomen zerlegt. Dieser letzte Vorgang gehört der von mir schon erörterten Kategorie von Erscheinungen an[3]). Die angeschwollenen Enden der Chromosomen im Ascaridenei, die aus den somatischen Kernen entfernt werden, sind als Stütze für die qualitative Verschiedenheit in einzelnen Chromosomen angerufen worden. Ich selbst trete auch für die qualitative Verschiedenheit der Teile eines Chromosoms ein, zugleich auch für die Verschiedenheit der einzelnen Chromosomen. Zu letzterer Vorstellung will es nun nicht gut stimmen, daß die Chromosomen im Ascarisei an den beiden Enden eine Verdickung aufweisen und daß allen diesen Chromosomen übereinstimmend eine solche Verdickung zukommt. Nachdem ich nun in den Kernen von *Marsilia*[4]) in extremer Weise erfahren habe, wie viel Substanz, die sicher nicht Erbsubstanz ist, in die Chromosomen vor der Teilung aufgenommen werden kann, darf ich mir die Frage

---

1) Typische und allotypische Kernteilung, a. a. O., S. 19, Kiichi Miyacke, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 90 u. 103.

2) Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, Festschrift für Carl von Kupffer, 1899, S. 415 ff. und Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904, S. 26.

3) Von M. Nußbaum wird er als Beweis gegen die Individualität der Chromosomen verwertet. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 59, 1902, S. 670.

4) Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, 1907, S. 173.

aufwerfen, ob jene Enden, die von den Ascaris-Chromosomen abgestoßen werden, wirklich auch Träger von Erbeinheiten sind, ob sie nicht vielmehr nur spezifische Nahrungsstoffe darstellen, die es im besonderen den Urgeschlechtszellen zu sichern gilt. Die von Th. Boveri gemachte Wahrnehmung, daß die Endanschwellung der Ascaris-Chromosomen in sehr verschiedener Stärke ausgebildet sein können, spricht eher gegen ihre Chromosomennatur, so auch der Umstand, daß sie im ruhenden Kern ihre Selbständigkeit als solche bewahren. Daß sie anfangs, wie der sicherlich echte, den mittleren Teil jedes Chromosoms einnehmende Abschnitt längsgespaltet werden, fällt zunächst für ihre Chromosomennatur in die Wagschale. Doch mit ihrer Ablösung von diesem mittleren Abschnitt verlieren sie ihre Fähigkeit zur Längsspaltung, so daß dann auch Boveri von ihnen meint, sie hätten die Chromosomenqualität eingebüßt[1]). Man könnte aber auch sehr wohl sich vorstellen, daß ihre zu Anfang sich vollziehende Längsspaltung ihnen durch den Teilungsapparat, dessen Einfluß sie unterlagen, aufgezwungen wurde. — Die neuliche Veröffentlichung von S. Gutherz[2]) aus dem O. Hertwigschen Institut, über Heterochromosomen, sowie von Katherine Foot und G. C. Strobelt über das „akzessorische Chromosom“ von *Anasa tristis*[3]), haben in mir auch Zweifel erweckt, ob alles das, was unter dem Namen Chromosom zunächst noch geht, zu den echten Chromosomen gehört und Träger von Erbeinheiten ist. Mir scheint es fast, als wenn bestimmte Abweichungen in dem Verhalten solcher Heterochromosomen sich besser begreifen ließen, wenn man sie in eine andere Kategorie von Gebilden, etwa in jene der Nukleolen verlegen könnte. Fadenförmige Streckung im besonderen ist durchaus noch nicht für die Chromosomennatur von Gebilden, die ein sich teilender Kern aufweisen kann, entscheidend. So nehmen die Nukleolen in den Prophasen der *Marsilia*-Kerne die Gestalt perlschnurförmig gegliederter Chromosomen an[4]). Neuerdings fand Jules Berghs, daß bei

---

1) Festschrift, S. 418 u. 421.

2) Zur Kenntnis der Heterochromosomen, Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 69, 1906, S. 491.

3) The „accessory Chromosome“ of Anasa tristis, Biolog. Bull. Vol. XII, 1907, S. 119. Hinzu kommt noch aus dem R. Hertwigschen Institut die Arbeit von A. Wassillief über die Spermatogenese von *Blatta germanica*. Arch. f. mikr. Anat. usw., Bd. 70, 1907, S. 12 u. a. a. O.

4) Vgl. die verschiedenen Kernbilder auf den Tafeln in dem zuvor zitierten Aufsatz.

Spirogyra außer den Chromosomen ein Bestandteil des Nucleolus in fadenförmiger Differenzierung zur Teilung schreitet[1]).

Immer wieder muß betont werden, daß jenes Festhalten an der Zahl der Chromosomen, das uns so allgemein in der organischen Welt entgegentritt, nur ein sichtbarer Ausdruck ist für die theoretisch zu fordernde Konstanz in der Zahl der Erbeinheiten, die jeder Kern besitzen muß. Diese letzte Voraussetzung wird auch durch eine Änderung der Chromosomenzahl, wo diese sich einstellen kann, nicht erschüttert. Für sie zeugen, meiner Ansicht nach, klar auch die nicht seltenen Beispiele nahe verwandter Arten einer Gattuug, die sich durch ihre Chromosomenzahl unterscheiden. Die als Schlagwort dienende Bezeichnung „Individualität der Chromosomen" ist somit in der Fassung, die ich ihr gebe, nur der Ausdruck für die Theorien, die mit einer beständigen Zahl von Erbeinheiten operieren. Die konstante Zahl der Chromosomen, welche die Beobachtung uns vorführt, ist nur der sichtbar werdende Ausdruck für die Konstanz dieser der direkten Beobachtung sich entziehenden letzten Einheiten.

Unwissenschaftlich wäre es bei alledem, zu behaupten, daß die auf die Zahlenkonstanz der Chromosomen sich stützenden Theorien der Vererbung, sich für alle Zeit behaupten werden, oder daß sie gar die Lösung des Vererbungsproblems bringen. Es ist vielmehr nur daran festzuhalten, daß sie in diesem Augenblick der beste Ausdruck für den Stand unseres Wissens bilden. Daß an unsere morphologischen Feststellungen die physiologischen Befunde der Vererbung so gut sich anschließen lassen, so vor allem die Mendelsche Merkmalspaltung, ist gewiß eine sehr erfreuliche Tatsache. Die entgegengesetzten Anschauungen bauen sich hingegen weit mehr aus negativen Größen auf. Sie weisen auf die schwachen Seiten der Individualitätshypothesen hin, auf etwaige Widersprüche, die sie birgt, endlich auch auf Erscheinungen, die sie nicht zu erklären vermag. Solche auf negative Größen gestützten Anschauungen sind an sich wenig fruchtbar, haben immerhin einen hohen kritischen Wert. Für mich fielen besonders ins Gewicht die von M. Nußbaum gemachten Einwände, weil sie von Beobachtungen ausgehen, die mit der „Individualität der Chromosomen absolut unvereinbar" sein sollen[2]). Da M. Nußbaum selber in hervorragender Weise

1) Le Noyau et la Cinèse chez le Spirogyra „La Cellule", L. XXIII, 1906, S. 55.

2) Befruchtung und Vererbung, Anat. Anz., Bd. XXVIII, 1906, S. 413.

an der Arbeit beteiligt war, dem wir den jetzigen Aufbau unserer Vorstellungen auf dem Gebiete der Vererbung verdanken, so verlangen Anschauungen, die er vertritt, auch volle Beachtung. M. Nußbaum gibt an, daß die Beobachtungen, die er gelegentlich der künstlichen Teilung der Infusorien anstellte, entscheidend in der betreffenden Frage seien. Man könne die *Gastrostyla vorax*, die vier Makro- und vier Mikro-Nuclei besitzt, so zerlegen, daß drei Paare wegfallen, ohne die charakterisierten Eigenschaften des Infusors zu schädigen. Bei der Encystierung von *Stylonychia* und *Gastrostyla* fände anderseits die Vereinigung der einzelnen Makro- und Mikro-Nuclei zu einem Makro- und Mikro-Nucleus statt. Für die Teilungsvorgänge sei es wahrscheinlich, daß eine ähnliche Verschmelzung ihnen vorausgehe. — Kernverschmelzungen sprechen, meiner Auffassung nach, durchaus nicht gegen die Individualität der Chromosomen. Die Vorgänge, die ich hier eingehend für die chloralisierten Wurzeln von *Pisum* geschildert habe, beweisen das auf das Bestimmteste. In M. Nußbaums Abhandlung „über die Teilbarkeit der lebendigen Materie“ [1]) finde ich die Angabe: „Für die Erhaltung eines Infusoriums ist es gleichgültig, ob man es der Länge, der Quere nach oder in schrägen Richtungen zerteilt. Wenn nur dem Teilstück Kernsubstanz erhalten bleibt, so restituiert es, abhängig von der Temperatur, in höchstens 24 Stunden, seine ursprüngliche Form. Schon nach 20 Minuten sind an den Schnitträndern neue Cilien gesproßt und am Tage nach der Verstümmelung des Muttertieres hat jedes der kernhaltigen Teilstücke wiederum vier bis sechs Nuclei und Nucleoli und alle die Art charakterisierenden Wimperanhänge. Die Entscheidung, ob die Erhaltung des Nucleus oder des Nucleolus allein, oder ob das Vorhandensein beider, diesen Erfolg sichert, ist vorläufig eine offene Frage“. Einige Seiten weiter heißt es [2]): „Aus meinen und Grubers Versuchen geht nun mit Evidenz hervor, daß die Restitution eines Bruchstückes von einem geeigneten Infusorium immer erfolgt, sobald nur ein Teil der Kernsubstanz dem abgetrennten Leibesstück erhalten bleibt.“ Die Heranziehung von A. Gruber erfolgt im besondern in Hinblick auf seine mit Stentor angestellten Teilungsversuche [3]). Bei Stentor ist der Kern rosenkranzförmig. Jedes Stück des künstlich zerteilten

---

1) Archiv für mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. XXVI, 1886, S. 514.

2) a. a. O., S. 519.

3) A. Gruber, Beitr. zur Kenntn. d. Physiol. und Biol. der Protozoen, Ber. d. Naturf.-Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. I, 1886, Heft 2, S. 12.

Infusors ist regenerationsfähig, sobald es ein Stück des Rosenkranzes erhält. Die der Arbeit beigefügten Bilder zeigen mehrere Glieder des Rosenkranzes in den Teilstücken. — Man braucht nur anzunehmen, daß der rosenkranzförmige Kern in Wirklichkeit eine Reihe von Kernen darstellt, um den Widerspruch mit der Individualitätslehre der Chromosomen aufzuheben. Daß die Glieder des Rosenkranzes vor jeder Kernteilung verschmelzen zu einer bohnenförmigen Masse[1]), kann nicht gegen die Natur des Rosenkranzes als Synkarion entscheiden, da ja auch bei anderen mehrkernigen Infusorien eine Kernverschmelzung dem Teilungsvorgang vorausgeht, den die Kerne somit im Zustande eines Synkarions ausführen. — Als unverträglich mit der Individualitätstheorie der Chromosomen führt M. Nußbaum[2]) auch die Fälle an, in welchen auf Amitosen wieder Mitosen folgen sollen. Es könnten dafür im wesentlichen nur die Angaben von Alexander Nathansohn[3]) über *Spirogyra* in Betracht kommen, für welche die Richtigkeit der Deutung aber von verschiedenen Seiten schon entschieden in Abrede gestellt wurde. In Wirklichkeit handelte es sich in den ätherisierten Spirogyren von A. Nathanson um dieselben Erscheinungen, mit denen sich diese Arbeit in den chloralisierten Erbsenwurzeln zu beschäftigen hatte. Der einzige Fall im Pflanzenreich, den ich als sichergestellt gelten lassen kann, in welchem mitotische Kernteilung auf amitotische folgt, ist der von K. Shibata[4]) in den Knöllchen von *Podocarpus* beobachtete. In den von dem endotrophen Pilz befallenen Wirtszellen vermehrt sich der Kern durch Einschnürung. Während der Pilzverdauung runden sich die so entstandenen Kerne ab und nehmen, wenn das Pilzmycel bis auf Reste geschwunden ist, ein ganz normales Aussehen an. Solche Kerne trifft man weiterhin oft in inniger gegenseitiger Berührung. Ob diese zur Verschmelzung der Kerne führt, blieb unentschieden. Während die meisten Kerne der in Betracht kommenden Zellen sich desorganisieren, trifft man auch „ungemein hypertrophierte Kerne“ an, die in eine typische Mitose eintreten. K. Shibata zählte in diesen Teilungsfiguren 12 Chromosomen, dieselbe Zahl wie im Meristem

---

1) A. Gruber a. a. O., S. 13.

2) a. a. O., 1906, S. 414.

3) Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 48.

4) Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII, 1902, S. 646.

von *Podocarpus*-Wurzeln. Die aus der Teilung hervorgegangenen Kerne gehen ebenfalls alsbald zugrunde. Das ändert natürlich nichts an der Tatsache, daß eine mitotische Teilung hier auf eine amitotische folgt. So etwas ist an sich somit möglich. Ich nehme bis auf weiteres an, daß die Teilungsfigur, in der K. Shibata 12 Chromosomen zählte, einem Kern angehörte, der einer Verschmelzung aller zuvor durch Fragmentation in der Zelle entstandenen Teilkerne seine Entstehung verdankte. Es könnten hier möglicherweise auch Teilungsfiguren angetroffen werden, die weniger Chromosomen führen, in Fällen nämlich, wo die Desorganisation des einen oder anderen Teilkerns in der Zelle dem Verschmelzungsvorgang vorausging. Denn es dürften dann, so muß ich annehmen, die zurückgebliebenen Kerne nicht imstande sein, die fehlenden Chromosomen zu ergänzen. Ich hoffe, daß es mir gelingen wird, das nötige Untersuchungsmaterial zu erlangen, um diesen Punkt klarzulegen. -- Da schließlich alle Kerne der *Podocarpus*-Knöllchen, also auch die, welche zur Mitose zurückkehren, der Zerstörung anheimfallen, so vermögen auch diese Gebilde nicht, ein sonst sehr erwünschtes Versuchsobjekt abzugeben, an welchem man die Folgen des Fehlens einzelner Chromosomen an dem Entwicklungsprodukt studieren könnte. Mit solchen unvollwertigen Kernen an einem geeigneten Objekt experimentieren zu können, hätte aber mehr Bedeutung, als etwaige Versuche mit überwertigen Kernen, wie sie B. Němec anzustellen und in ihren Wirkungen zu verfolgen hofft[1]). Doppelte Chromosomenzahl, das bemerkt auch B. Němec, „hat an sich keine Bedeutung für die formative Tätigkeit einer embryonalen Zelle“. Wir sehen, daß sie auch in der Erbsenwurzel, sofern nicht etwa die Größenzunahme der betroffenen Zellen Störungen verursacht, nicht abnorm zu wirken braucht. Die synhaploiden Zellen apogamer Pteridophyten-Prothallien bequemen sich der doppelten Chromosomenzahl sehr gut an, ja sie können zur Bildung doppelchromosomiger Geschlechtsprodukte sogar schreiten[2]).

Eine besondere Schwierigkeit sollte der Auffassung, daß die Chromosomen die Träger erblicher Eigenschaften sind, aus einer Anzahl von J. Loeb[3]) angestellter Versuche erwachsen. Denn

1) Über die Bedeutung der Chromosomenzahl. Vorl. Mitt., Bull. intern. de l'Acad. des sc. de Bohême, 1906, Sonderabzug S. 3, 4.

2) Vgl. das weitere in meinem Aufsatz über Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, 1907, S. 167, dort die Literatur.

3) J. Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserschein., 1906, S. 7, 255.

Loeb kommt zu dem Ergebnis, daß für die ersten Stadien des Embryo das Ei bestimmend sei und daß die Spermatozoiden zunächst, wenn nicht ausschließlich so doch wesentlich, nur entwicklungserregend wirken. Erst auf späteren Stadien soll sich der vererbende Einfluß der Spermatozoiden geltend machen. So auch hat E. Godlewski[1]) kernlose Eibruchstücke eines Seeigels mit Crinoidensperma befruchtet und aus ihnen Larven von rein mütterlichem Charakter erhalten. Im letzten Falle machen sich bestimmende Einflüsse des Cytoplasma auf den Entwicklungsgang in besonders auffälliger Weise geltend. Das beweist aber meiner Ansicht nach nicht, daß die Wirkungssphäre der Spermatozoiden einzuschränken sei, und daß die Chromosomen nicht die einzigen Träger der erblichen Eigenschaften seien, vielmehr zeigt es nur an, welchen Einfluß das Milieu auf die Leistungen dieser Chromosomen auszuüben vermag. Wird doch einer diploiden Nucellarzelle bestimmter Angiospermen bei Adventivkeimbildung, wenn sie in den angrenzenden Embryosack vordringt, also in eine für andere Entwicklungsvorgänge maßgebende Umgebung gelangt, eine Ausbildung nach Keimesart aufgedrungen. Zwingen doch Parasiten bei Gallenbildungen ihrem Wirt ganz spezifische Neubildungen auf. In diesem Sinne habe ich zu der angeregten Frage in der „Ontogonie der Zelle seit 1875“ Stellung genommen[2]) und eine in mancher Beziehung ähnliche Beeinflussung der Tätigkeit der Chromosomen durch das Cytoplasma in dem sie sich befinden, nimmt auch Carl Rabl in seiner Leipziger Antrittsrede über „Organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung“ an[3]).

Als eine nicht unwichtige Stütze der Individualität der Chromosomen erscheint mir deren Anordnung zu Paaren, wie ich diese nun eingehend in den Erbsenwurzeln studieren konnte. Es ist klar, daß eine solche Anordnung in haploiden Kernen nicht vorhanden sein kann, da letztere jedes Chromosom nur einmal führen. Würde sie auch dort dem Beobachter entgegentreten, so müßte die Deutung, die ich ihr in diploiden Kernen gebe, sehr fraglich erscheinen. Irgend eine Angabe in der Literatur, aus der sich auf eine paarweise Gruppierung der Chromosomen in haploiden Pflanzenkernen schließen ließe, ist mir aber nicht bekannt. Gäbe es Ur-

1) E. Godlewski jun., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoiden-Familie. Arch. f. Entwickl.-Mech., Bd. XX, 1906, S. 639.

2) Progressus rei botanicae, 1906, Bd. I, S. 123.

3) Am 21. Juni 1906 in der Aula der Univ. Leipzig gehaltenen Antrittsvorlesung.

sachen, die eine solche Gruppierung dort zu veranlassen vermöchten, so könnten sie sich auch in den Kernplatten der Reduktionsteilung äußern. Denn es pflegen ja im Pflanzenreich die beiden Chromosomen jedes Paares in der Kernplatte der Reduktionsspindel so eng aneinander geschmiegt zu sein, daß sie wie ein einziges Element in die Erscheinung treten. Die Kernplatte wird dadurch in ihrem Aufbau gleichsam haploid und könnte somit auch andere Ursachen für Paarungen, falls solche wirksam sein sollten, außer jenen, die ich auf die Homologie der Chromosomen zurückführe, verraten. Das ist aber nicht der Fall. — Ich zog die Reduktionsplatte als Beleg heran, weil ihr Aussehen an fast unzähligen Bildern geprüft werden kann, die sie in polarer Ansicht vorführen. Für haploide Kerne sind polare Kernplattenansichten nur selten zur Veröffentlichung gelangt, sie werden in Zukunft zu berücksichtigen sein. Paarweise Gruppierungen der Elemente wären aber auch in den Kernplatten der Reduktionsteilung zu erwarten, wenn die Vorstellung zutreffen sollte, die sich O. Rosenberg[1]) neuerdings über das Zahlenverhältnis der Chromosomen in den beiden von ihm untersuchten *Drosera*-Arten bildete. *Drosera rotundifolia* besitzt in ihren haploiden Kernen 10, *Drosera longifolia* 20 Chromosomen. Ich sprach mich seinerzeit dahin aus[2]), daß zwei Chromosomen der *Drosera longifolia* einem Chromosom der *Drosera rotundifolia* entsprechen. Der Bastard zwischen den beiden *Drosera*-Arten führt 30 Chromosomen in seinen diploiden Kernen. Wäre meine Ansicht richtig, meint O. Rosenberg, so müßten bei der Chromosomenpaarung in den Gonotokonten des Bastards, in Vorbereitung der Reduktionsteilung, zwei von *Drosera longifolia* abstammende Chromosomen zu einem von *Drosera rotundifolia* treten. Das sei aber nicht der Fall, vielmehr kopuliere nur ein Chromosom von *Drosera longifolia* mit einem von *Drosera rotundifolia*; zehn Chromosomen von *Drosera longifolia* bleiben ungepaart. Daher O. Rosenberg annehmen möchte, daß ein Chromosom von *Drosera longifolia* einem von *Drosera rotundifolia* entspricht, daß, in einem Worte, die homologen Chromosomen von *Drosera longifolia* in den Gonotokonten doppelt, somit also, wie auch hinzuzufügen wäre, in den somatischen Kernen vierfach vertreten sein. Damit ließe sich aber, im Anschluß an die hier entwickelten Vorstellungen,

---

1) Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Särtryck ur Bot., Stud. tillägnade F. R. Kjellman, 1906, S. 237.

2) Typische und allotypische Kernteilung, a. a. O., S. 29.

erwarten, daß etwa sichtbar werdende Beziehungen der homologen Chromosomen in den diploiden Kernen einer *Drosera longifolia* sich durch Gruppierungen zu vier in den haploiden Kernen, zu zwei in den Reduktionsplatten, verraten würden. Ich glaube nicht, daß das in diesen oder in anderen entsprechenden Fällen zu erwarten sei, und ich halte an der Annahme fest, daß zwei Chromosomen von *Drosera longifolia* einem Chromosom von *Drosera rotundifolia* entsprechen, und daß man sich somit jedes Chromosom der *Drosera rotundifolia* bei *Drosera longifolia* quer geteilt zu denken habe. Eine soeben erschienene Arbeit des hiesigen Instituts von Fr. Laibach hat ergeben, daß nahe verwandte Cruciferen in der Zahl ihrer Chromosomen bedeutende Verschiedenheiten zeigen[1]). Dabei stellten die nachgewiesenen Zahlen durchaus nicht die Multipla einer einzigen Zahl dar, die man dann etwa als Grundzahl sich vorstellen könnte. In meinem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung habe ich bereits erwähnt, daß Fr. Roth im hiesigen Institut bei *Rumex Acetosella* doppelt soviel Chromosomen als bei *Rumex Acetosa* fand. Ich kann jetzt angeben, daß es sich um die Zahlen 16 und 8 handelt und hinzufügen, daß für *Rumex scutatus* Fr. Roth bei weiterer Untersuchung 16 und für *Rumex cordifolius* nicht weniger als etwa 40 Chromosomen feststellte. O. Rosenberg erörtert die Möglichkeit, ob nicht in *Drosera longifolia* die Verdoppelung der Chromosomenzahl, im Vergleich mit *Drosera rotundifolia* dadurch bedingt worden sei, daß eine Äquationsteilung und Verschmelzung der Tochterkerne erfolgte[2]). Auf solche Gattungen, wo die Verschiedenheiten der Chromosomenzahl nicht Multipla der kleinsten vorkommenden Zahl betragen, ist die Rosenbergsche Vorstellung überhaupt nicht anwendbar. Sie ist auch an sich schon höchst unwahrscheinlich, weil sie eine Vermehrung gleichwertiger Chromosomen bedingen würde, wie sie augenscheinlich durch die Reduktionsteilung verhindert werden soll. Eine Vermehrung gleichwertiger Chromosomen würde auch, unter sonst gleichen Bedingungen, eine bedeutende Anschwellung der Kerne zur Folge haben und solche Größenunterschiede in extremen Fällen veranlassen, wie sie tatsächlich nicht

---

1) In den diploiden Kernen von *Stenophragma* 10, von *Alyssum*, *Iberis*, *Sisymbrium* 16, *Lunaria* 24, *Capsella*, *Brassica* 32. Die Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich, Beitr. zum Bot. Zentralbl., Bd. XXII, 1907, Abt. I, S. 5.

2) a. a. O., S. 289.

bestehen. Daß im Reduktionskern des *Drosera*-Bastardes ein Chromosom der *Drosera longifolia* mit einem Chromosom der *Drosera rotundifolia* sich vereinigt, und daß nicht zwei Chromosomen dies tun, muß somit einen anderen Grund als den von O. Rosenberg angenommenen haben. Bei Betrachtung der Rosenbergschen Bilder der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Drosera longifolia* und *Drosera rotundifolia* fällt auf[1]), daß, wenn ein vermeintliches *Drosera longifolia*-Chromosom sich einem vermeintlichen *Drosera rotundifolia*-Chromosom angelegt hat, für die Anfügung eines zweiten Chromosoms an der entsprechenden Seite des letzteren kein Raum mehr vorhanden ist. Ein wesentlicher Größenunterschied zwischen den in Betracht kommenden Chromosomen ist in den Rosenbergschen Reduktionsbildern des Bastardes nicht zu sehen. Das könnte als Stütze für die Rosenbergsche Auffassung, daß jedes Chromosom der *Drosera longifolia* zweimal vertreten sei, dienen, wenn nicht die Größe der Chromosomen vornehmlich durch die in sie aufgenommenen Stoffe bestimmt wäre, gegen welche die Masse der Erbeinheiten bedeutend zurücktritt[2]). Es mögen aber, wenn ein Chromosom von *Drosera rotundifolia* sich mit einem annähernd gleich großen, im Verhältnis zu ihm nur halbwertigen Chromosom der *Drosera longifolia* vereinigt hat, die gegebenen Affinitäten zur Heranziehung der zweiten Hälfte nicht mehr ausreichen.

Auch eine andere Angabe enthält die letzte Mitteilung von O. Rosenberg[3]), die noch der Klärung bedarf. Die Pollenkörner von *Drosera rotundifolia* und von *Drosera longifolia* sind nach Form und Größe voneinander zu unterscheiden. Die Nachkommen jeder Pollenmutterzelle bleiben bei der einen wie der anderen Art miteinander vereinigt, bilden somit Tetraden. Die Tetraden des Bastards *Drosera longifolia* und *Drosera rotundifolia* zeigen im allgemeinen vier gleiche Komponenten, welche der *Drosera longifolia* entsprechen. Es kommen aber auch Tetraden vor, welche zwei Pollenzellen von *Drosera rotundifolia* und zwei von *Drosera longifolia* aufweisen. Rosenberg stellt sich vor, daß: „wegen der unregelmäßigen Bindung der Chromosomen in der Synapsis und der folgenden Spindelbildung die Tochterkerne oft Chromosomen von

1) Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1904, Taf. IV.

2) Vgl. dazu auch meine Angaben bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, 1907, S. 173.

3) Erblichkeitsgesetze und Chromosomen, a. a. O., S. 241 ff.

dem Vater sowohl als auch der Mutter enthalten“ und dann die Form der Pollenkörner in der Tetrade übereinstimmend ist. Es könne aber doch vorkommen, daß alle Chromosomen der *Drosera rotundifolia* in einem der Tochterkerne des ersten Teilungsschrittes vereinigt werden „und dann folglich die *Drosera longifolia*-Chromosomen alle, oder wenigstens zum großen Teil, den andern Tochterkern bilden“. Die von O. Rosenberg beobachteten Vorgänge der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen des Bastardes hatten ergeben[1]), daß zehn Doppelchromosomen in die Kernplatte der Reduktionsspindel eintreten, zehn ungepaarte Chromosomen zwischen den Spindelfasern zerstreut bleiben. Bei der Teilung gelangt je die Hälfte der Doppelchromosomen der Kernplatte in die Tochterkernanlagen. Einzelne in der Nähe befindliche ungepaarte Chromosomen werden, nach Zufall, in die Tochterkernanlagen mit eingezogen. Die anderen bleiben im Cytoplasma zurück und bilden dort, besonders wenn sie zu zwei oder drei zusammenliegen, Zwergkerne. „Die Chromosomen im Cytoplasma werden bald aufgelöst und in späteren Stadien ist nichts mehr davon zu sehen“. Bei diesem Sachverhalt sollte man meinen, daß *Drosera longifolia*, die einen Teil ihrer Chromosomen einbüßt, gegen *Drosera rotundifolia* im Nachteil sein sollte und ist es daher auffällig, „daß die Pollentetraden der Bastarde im allgemeinen denjenigen von *Drosera longifolia* glichen“. Ich möchte nun diese Erscheinung unter denselben Gesichtspunkt bringen, von dem aus ich seinerzeit[2]) die von C. Correns festgestellte Tatsache[3]), daß in *Melandrium*- und *Epilobium*-Bastarden die Pollenkörner einander gleichen, ungeachtet sie verschieden bei den Eltern sind, mir zu erklären suchte. Ich sprach dort den entscheidenden Einfluß auf die Gestaltung der Pollenwandung den Tapetenzellen des Bastards zu. In dieser Vorstellung haben mich seitdem gemachte Erfahrungen und weitere Überlegungen nur bekräftigt, wie dies aus meinem soeben veröffentlichten Aufsatz über Apogamie bei *Marsilia* zu entnehmen ist[4]). In dem *Drosera*-Bastard ließe sich auf solche Weise das Dominieren des einen Pollentypus unschwer begreifen, umsomehr

---

1) Über die Tetradenteilung usw., a. a. O., S. 48, 49.

2) Über Befruchtung, Bot. Ztg., II. Abt., 1901, S. 363.

3) Gregor Mendels „Versuche über Pflanzen-Hybriden“ und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen, Bot. Ztg., II. Abt., 1900, S. 232, Anmerk. 1.

4) Flora. Bd. 97, 1907, S. 180 ff.

als wie O. Rosenberg angibt[1]), bei der Mehrzahl der Pollenkörner des Bastardes der Inhalt abzusterben pflegt, und also wohl frühzeitig schon in seiner Lebensäußerung gelähmt wird. Wo letzteres aber nicht zu früh geschah, da gelingt es, wie das Ergebnis zeigt, in diesem Falle der anderen Pollenform, sich, vom inneren Protoplasten aus, Geltung zu verschaffen, und dann werden, so wie es die Spaltung der Erbanlagen bei der Reduktionsteilung verlangt, zwei Pollenkörner nach dem *Drosera rotundifolia*-Typus ausgebildet.

Die in den Kernplatten der diploiden Kerne der Erbsenwurzel nachzuweisende Anordnung der Chromosomen zu Paaren ist nicht nur eine Stütze der Individualität der Chromosomen, sondern auch ihrer Verschiedenheit. Denn die Annahme liegt doch nahe, daß zwei Chromosomen deshalb zueinander halten, weil sie von den anderen verschieden sind, miteinander aber übereinstimmen. Wo die Chromosomen, wie bei *Galtonia* oder *Funkia*, verschieden groß sind, bekräftigen sie diese Voraussetzung dadurch noch, daß sie ihrer Größe entsprechend sich paaren. Wir konnten an unserem Objekt feststellen, daß die homologen Chromosomen, die zu Paaren einander genähert bleiben, im Gerüstwerke des Kerns aufeinander folgen (Taf. VII, Fig. 41 u. 42). Sie müssen sich gegeneinander umlegen, um in die so häufig beobachtete parallele Lage zu gelangen. Diese in gewöhnlichen somatischen diploiden Kernen sich einstellende Erscheinung ist aber geeignet, auch auf die Vorgänge Licht zu verbreiten, die sich vor der Synapsis in den Reduktionskernen der Gonotokonten vollziehen. Wir konnten[2]) dort oft eine mehr oder weniger deutliche Bildung von Paaren wahrnehmen, die auf eine sehr frühzeitige Zusammenfügung der homologen Chromosomen hinwies. Sie vollzieht sich in diesen pflanzlichen Gonotokonten noch vor der erfolgten Sonderung der Chromosomen, und im besonderen auch, bevor letztere durch Aufnahme von Nährsubstanzen an körperlicher Masse gewannen. So vorbereitet treten die Chromosomen in die Synapsis ein, um sich dann aus dem Knäuel zu langen dünnen Doppelfäden auszuspinnen. Wichtige Gründe sprechen für die Annahme, daß in den gestreckten Chromosomen die homologen

1) Über die Tetradenteilung usw., a. a. O., S. 49 und Erblichkeitsgesetze usw., a. a. O., S. 242.

2) E. Strasburger, Charles R. Allen, Kiichi Miyake und James Bertram Overton, Histologische Beiträge zur Vererbungslehre, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, Heft I, Juli 1905, S. 1—153.

Abschnitte einander gegenüber zu liegen kommen. Damit dies möglich sei, müßten die beiden Chromosomen in dem Doppelgebilde entgegengesetzt orientiert sein. Das mußten wir aber auch schon für die Chromosomenpaare in den Kernplatten der somatischen Kerne annehmen, wo die parallele Lage der beiden Chromosomen durch ihr einseitiges Zusammenklappen bedingt wird. Über die Vorstellung, die ich mir von der Wechselwirkung zwischen den gestreckten Chromosomenpaaren gebildet habe, wie auch von den Vorteilen der Streckung, durch welche diese Wechselwirkung erleichtert werden muß, sind meine früheren Publikationen zu vergleichen[1]). Wie ich sehe, haben A. und K. E. Schreiner sich über die Vorgänge, die sich zwischen den gestreckten, homologen Chromosomen nach der Synapsis abspielen, an den von ihnen untersuchten tierischen Objekten eine ganz ähnliche Vorstellung wie ich gebildet[2]). Es ist ihnen die Übereinstimmung mit meiner Arbeit in den Jahrbüchern, die sie zitieren, nicht aufgefallen.

Die Teilungsfiguren in den Wurzelspitzen meiner Erbsenkeimlinge waren so gut fixiert und zum Teil so gut in der Haematoxylinfärbung differenziert, daß ich nicht umhin konnte, ihnen einige Aufmerksamkeit zu widmen. Ich will hier nicht von neuem die Literatur des Gegenstandes erörtern, verweise vielmehr hierfür auf meinen Aufsatz über typische und allotypische Kerntheilung[3]) und die seitdem von Victor Grégoire veröffentlichte Untersuchung über die Struktur der chromosomatischen Elemente im Ruhezustande und bei der Teilung in Pflanzenzellen[4]). Letztere bringt Bilder aus der Wurzel von *Allium*, die sich im wesentlichen mit jenen decken, die V. Grégoire für die Wurzel von *Trillium* zuvor entworfen hatte[5]). Ich beabsichtige nicht, die schwierige Frage hier wieder aufzurollen, ob distincte Elemente die durch ihre Zusammen-

1) Typische und allotypische Kernteilung, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, 1906, S. 40. Das Heft im Juli 1905 erschienen. Dann in der populär gehaltenen Schrift: Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich 1905.

2) Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen, Archives de Biologie, T. XXII, 1905. Erschienen 1906, S. 469.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII, 1906, S. 3.

4) La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'Allium) in „La Cellule“, Bd. XXIII, 1906, S. 313.

5) La reconstruction du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques, I. Racines de Trillium grandiflorum et télophase homoeotypique dans le Trillium cernuum, in „La Cellule, B. XXI, 1903, S. 7.

fügung die Grundlage zu jenen „Chromatinscheiben" abgeben könnten, die man auf späteren Teilungsstadien in den Chromosomen unterschieden hat, im Gerüstwerke des ruhenden Kerns bereits nachweisbar sind, vielmehr will ich nur erörtern, ob solche gesonderte Scheiben auf bestimmten Entwicklungstadien in den Chromosomen überhaupt bestehen. Nach V. Grégoire soll das nicht der Fall sein, die von W. Pfitzner[1]) zuerst, und zwar schon 1880, für die Chromosomen der Epidermiszellen der Salamanderlarve gemachte und durch Abbildungen gestützte Angabe somit nicht zutreffen. V. Grégoire hatte die Güte, mir Präparate von seinen *Trillium*- und *Allium*-Wurzeln zu zeigen, welche seinen Abbildungen durchaus entsprachen. Traf ein solches Verhalten für alle Fälle zu, so müßte auch die neue Figur für Zell- und Kernteilung, die ich kürzlich für unser Lehrbuch der Botanik[2]) entworfen hatte, eine Korrektur erfahren. Das stellte sich aber als nicht notwendig heraus. Die Bilder in der Erbsenwurzel deckten sich mit meiner für das Lehrbuch schematisierten Darstellung. Das kann man meinen Figg. 37, 38a u. b, 39a u. b und 40, Taf. VII. entnehmen, für deren Richtigkeit ich einstehe. Die färbbare Substanz, in den sich zur Längsteilung vorbereitenden Chromosomen, sammelt sich in Abständen zu Scheiben an, in welchen ich die Anwesenheit jener Erbeinheiten vermute, die von der färbbaren Substanz ernährt werden sollen, um sich hierauf zu teilen. Die in Fig. 37 abgebildeten Chromosomenstücke gehören einem Kern an, den das Messer beim Schneiden öffnete. Dabei riß es die Chromosomen zum Teil auseinander und zog einige bis über die Kerngrenze hinaus. In Fig. 38a habe ich mehrere Chromosomen bezw. Chromosomenstücke aus einem anderen Kern zur Darstellung gebracht, in welchen stellenweise eine Verschiebung der stärker färbbaren Massen bei der Fixierung stattgefunden hatte. Eine besonders auffällige Stelle an diesem Bild zeichnete ich in Fig. 38b, bei stärkstmöglicher Vergrößerung, aus freier Hand ab. An dem so dargestellten Chromosom erscheinen einzelne Abschnitte etwas angeschwollen und die färbbare Substanz aus ihnen verdrängt. Dafür kann sie sich nebenan zu größeren zusammenhängenden, sich dunkler färbenden Massen ansammeln. Ich schließe nun nicht etwa daraus,

---

1) Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkerns, Morphol. Jahrb. Bd. VII, 1880, S. 289.

2) VIII. Aufl., 1906, S. 70.

daß das Linin des Chromosoms einen hohlen Schlauch bilde, der von geformten Pangenen und einer zähflüssigen Nährsubstanz stellenweise angefüllt ist, vielmehr stelle ich mir das Chromosom als Lininstrang vor, in welchem sich die Einschlüsse so verschieben können, wie die Mikrosomen in einem Hyaloplasmastrang des Cytoplasma. Ja, die Übereinstimmung mit dem Cytoplasma mag noch weiter gehen und auch ein solcher Lininstrang dichter an seiner Oberfläche sein als in seinem Innern. Es kann ein Chromosom so viel färbbare Substanz führen, daß diese alle besonderen Verteilungen seiner Einschlüsse unkenntlich macht, dann wird sich ein solches Chromosom bei der Längsteilung wie ein scheinbar homogenes Band spalten. Das ist aber sicherlich auch in der vegetativen Sphäre nicht immer der Fall. Bei der deutlichen Sonderung der Einschlüsse in Scheiben, die mein Objekt an günstigen Stellen zeigte, war auch die Teilung der sich elliptisch streckenden und hantelförmig einschnürenden dunkler tingierten Abschnitte des Chromosoms sicher zu verfolgen. Das zeigt beispielsweise die Fig. 39a, Taf. VII, die die bei 1600facher Vergrößerung mit der Kamera möglichst genau wiedergab, worauf ich das Bild noch stärker vergrößerte und ein Chromosom aus freier Hand in Fig. 39b wiedergab. Schließlich führt uns noch die Fig. 40, Taf. VII, einige Chromosomen aus einer annähernd fertiggestellten Kernplatte vor, deren Chromatinscheiben ihre Teilung im wesentlichen schon vollendet hatten.

Was mich bestimmt hatte, so eingehend die Kernteilungen in den chloralisierten Erbsenwurzeln zu studieren, war zunächst der Wunsch, festzustellen, ob wirklich die sich dort abspielenden Vorgänge Anknüpfungspunkte zur Klärung der Propfhybridenfrage gewähren würden. Schien es doch in der Tat, als wäre so etwas möglich, nachdem B. Němec eine autoregulative Herabsetzung der aus Kernverschmelzung hervorgegangenen Doppelzahl der Chromosomen auf die normale, als recht wahrscheinlich dort angegeben hatte. Da konnten somit ja auch die einfach diploiden Kerne, die in den für Propfhybriden gehaltenen Pflanzen nachgewiesen waren, autoregulativ aus einem syndiploiden Anfangsstadium zu diesem einfach diploiden Zustand gelangt sein. Daß Reduktionsteilungen nach Art der heterotypischen in den chloralisierten Wurzelspitzen nicht existieren, haben wir nunmehr festgestellt. Wir konnten weiter nachweisen, daß die Mehrzahl der syndiploiden Kerne in

chloralisierten Wurzeln fortbesteht und in ihr Dauergewebe übergeht. Mit jenen sich gelegentlich in chloralisierten Wurzeln vollziehenden Teilungsvorgängen, die zu einer Reduktion der Chromosomenzahl dadurch führen, daß nicht alle Chromosomen in die Tochterkernanlagen aufgenommen werden, ließe sich für das Problem der Propfhybriden nichts anfangen. Denn in den Kernen der für Propfhybriden gehaltenen Pflanzen müssen, ungeachtet dessen, daß sie einfach diploid sind, die sämtlichen Erbeinheiten der beiden Ursprungspflanzen vertreten sein, da sonst diese nicht vollgestaltig aus einzelnen Knospen des Hybrids hervorsprossen könnten. Mit einer ganz unbestimmten Herabsetzung der Chromosomenzahl, wie sie bei Abtrennung beliebiger Kernstücke sich vollzieht, wäre somit hier nicht geholfen, ebensowenig wie durch eine vollständige Trennung der beiden im syndiploiden Kern vereinigten diploiden Kerne voneinander während der Telophasen. Nur eine echte heterotypische Reduktionsteilung könnte zum Ziel führen, weil sie zwei Kerne liefern würde, in welchem jedes der in Betracht kommenden Chromosomen in Einzahl sich befände. Das wären dann Kerne von eben solcher Zusammensetzung wie sie ein echter geschlechtlich erzeugter Bastard aufweist.

Da ich in dem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung meiner Schilderung der Kerne in den Sproßvegetationspunkten von *Laburnum vulgare,* von *Cytisus purpureus* und von *Laburnum Adami,* Figuren nicht beifügte, so lasse ich solche hier folgen. Es führt Fig. 43, Taf. VII einige Zellen vom linken oberen Rande[1]) eines Sproßvegetationskegels von *Laburnum vulgare* vor. Die zur Darstellung gewählte Stelle zeigt, wie verschieden die Größe der Kerne in den Präparaten sein kann. Die Figuren 44 und 45 geben die Ansichten von Kernen in Diakinese aus einem eben solchen Vegetationskegel. Die mit a und b in 44 und so auch die drei mit a, b und c in 45 bezeichneten Bilder gehören zusammen. Sie wurden in verschiedener Tiefe und gleichzeitigen Änderungen der Einstellung gezeichnet, zum Zweck der Feststellung der Chromosomenzahl. Die Figuren 46 u. 47 führen zwei Kernspindeln in Seitenansicht aus einem Vegetationskegel derselben Pflanze vor;

1) Es fehlte auf Taf. VII an Raum, um die in den Figuren 43, 49, 51, 63, 65, 67 und 71 dargestellten Zellen genau in diejenige Lage zu bringen, die sie an den betreffenden Vegetationspunkten innehatten und die zu ihrem gegenseitigen Vergleich erwünscht gewesen wäre. Vgl. darüber die Figuren-Erklärung.

die Fig. 48 mehrere Zellen einer jungen Blattanlage mit hervorwachsendem Haar. Der Nucleolus im Kern solcher Haarzellen zeichnet sich stets durch auffällige Größe aus. — Die Fig. 49 führt einige Zellen vom linken oberen Rande des Vegetationskegels von *Cytisus purpureus* vor. Die Fig. 53 zeigt einen Kern von einer Staubblattanlage derselben Pflanze in Diakinese (a), wobei die zweite angefügte Ansicht (b) die erste ergänzt, um über die Chromosomenzahl zu orientieren. In Fig. 51 sind einige Zellen der obersten Zellschichten des Vegetationskegels von *Laburnum Adami* zu sehen, wobei eine Zelle mit Kernspindel. Die Fig. 52 wurde einem älteren Teile desselben Vegetationskegels entnommen. Ich zeichnete sie, weil sich ihr Kern in Diakinese befand und über die Chromosomenzahl Auskunft erteilte. Die beiden Kernbilder dieser Figur (a u. b) gehören zusammen und ergänzen sich gegenseitig.

Ich schließe auch noch das Bild einer Pollenmutterzelle von *Laburnum vulgare* an, die den Reduktionskern in Diakinese zeigt (Fig. 53, Taf. VII). Die Chromosomenpaare habe ich wieder in zwei zusammengehörende Bilder eingetragen. Ihre Zahl läßt sich auf annähernd 24 bestimmen.

Die Zahl der Chromosomen in den Kernen, sowohl von *Laburnum vulgare* wie von *Cytisus purpureus* und *Laburnum Adami*, schätzte ich seinerzeit schon auf annähernd 48 ab.

Diesmal zog ich auch die Wurzeln von *Laburnum vulgare* und von *Cytisus purpureus* in den Kreis meiner Untersuchungen. Der Bau dieser Wurzeln stimmt im wesentlichen mit jenem der Erbsenwurzeln überein. Auch hier sind am Vegetationspunkt Perom, Periblem, Dermatogen und Calyptrogen nicht deutlich gegeneinander abgesetzt. Die Kerne der Zellen sind mittelgroß, mit durchschnittlich denselben Schwankungen im Durchmesser wie in den Vegetationskegeln der Sprosse. Ähnlich auch zeichnet sich das Kernkörperchen, sowohl in allen meristematischen Zellen als auch in älteren Zellen des Wurzelkörpers durch bedeutende Dimensionen aus (Fig. 54, Taf. VII). In den Kernen der Haubenzellen nimmt es hingegen rasch an Umfang ab (Fig. 55), um schließlich meist völlig zu schwinden (Fig. 56). Im übrigen sind die Kerne nicht inhaltreich. Man kann ganz allgemein in den Präparaten feststellen, daß, je größer das Kernkörperchen ist, um so größer auch der helle Hof erscheint, der es umgibt, durch die zugleich das Kerngerüst gegen die Kernwandung zurückgedrängt wird. Das lehrt deutlich der Vergleich unserer Figuren 54, 55 und 56, Taf. VII.

In Fig. 56, die eine ältere Haubenzelle darstellt, deren Kern ohne Nucleolus ist, fehlt auch ein Hohlraum, der sonst den Nucleolus umgibt und das Gerüstwerk füllt die Kernhöhle gleichmäßig aus. Ich führe demgemäß jene Hohlräume, in denen das Kernkörperchen in den Präparaten liegt, auf die Wirkung des Fixierungsmittels zurück. Daß die Hohlräume sich erst bei Einwirkung des Chromsäuregemisches bilden, habe ich in meinen Studien „über typische und allotypische Kernteilung“, für *Phaseolus vulgaris* und *Solanum tuberosum* bereits direkt feststellen können [1]). Die Ausbildung des Hohlraumes kann eine Ausdehnung des ganzen Kernes veranlassen. Doch zeigen auch, abgesehen davon, die Kerne in den *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln nicht unbedeutende Größenunterschiede, die sich nicht auf Wirkung des Fixierungsmittels zurückführen lassen. Über die Zahl der Chromosomen geben weder die Seitenansichten der Kernplatten noch deren Flächenbilder eine sichere Auskunft. Denn die zahlreichen Chromosomen sind zu klein und zu dicht aneinander gedrängt, um zweifellose Abzählungen zu gestatten. Nur das Stadium der Diakinese, das die Chromosomen an der Kernwandung verteilt zeigt, läßt einigermaßen zuverlässige Bestimmungen zu. Ich kam hierbei auf die Zahl 48, so wie dies zuvor für die Kerne der Sproßscheitel geschah. Daß diese Zahl sich sehr wohl in Einklang mit Seiten- und Polansichten der Kernplatten bringen läßt, lehren unsere Figuren 57 bis 60, Taf. VII, von denen Fig. 57 eine Kernspindel in Seitenansicht aus der unmittelbaren Nähe des Vegetationskegels der Wurzel von *Laburnum vulgare* bringt, Fig. 61 die Polansicht der Kernplatte aus der Wurzel von *Purpureus*, Fig. 62 die schräge Ansicht einer Kernplatte und Fig. 60 das beginnende Auseinanderweichen der Tochterchromosomen, beide ebenfalls aus *Purpureus*-Wurzeln.

Das Untersuchungsmaterial der Wurzeln von *Laburnum vulgare* und von *Cytisus purpureus* entnahm ich aus Samen erzogenen Keimpflanzen. Für *Laburnum Adami*, der keine Samen bildet, war diese Möglichkeit ausgeschlossen. Von *Laburnum* und von *Purpureus* lassen sich aber auch Wurzeln der Basis von Stecklingen entlocken und ich versuchte daher auf solchem Wege mir Wurzeln von *Adami* zu verschaffen. Doch Versuche mit solchen *Adami*-Stecklingen schlugen bisher fehl. An der Basis dieser Stecklinge wurde zwar ein kräftiger Callus erzeugt, doch es entsprangen ihm

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 31.

keine Wurzeln. Daß der Callus selbst stärker war als bei *Laburnum* und bei *Purpureus*, hat an sich nichts Auffälliges, da bekanntlich Stecklinge, die keine Wurzeln bilden, vielfach gesteigerte Callusbildung aufweisen.

Es lag mir nahe, Chloralisierungsversuche auch mit *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln anzustellen, um in den Erzeugern des *Adami* selbst, das Verhalten der durch die Chloralisierung veranlaßten Kernverschmelzungen zu studieren. Zunächst wurden Keimwurzeln von *Laburnum* und *Purpureus* genau so wie zuvor die Erbsenwurzeln behandelt. Es stellte sich aber heraus, daß die 0,75 %ige Chloralhydratlösung bei einstündiger Behandlung die erwartete Wirkung auf die *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln nicht ausübte. Fünf Stunden nach der Chloralisierung fixierte Wurzeln hatten meist schon zahlreiche neue Kernteilungen, hingegen weder doppelkernige Zellen noch Verschmelzungsprodukte von Kernen nachzuweisen. — Wir setzten nun die Chloralisierungsversuche derart fort, daß einerseits die Dauer der Einwirkung bei 0,75 % iger Chloralhydratlösung verlängert, anderseits bei einstündiger Behandlung die Konzentration der Lösung gesteigert wurde. Ich kann mich hier auf den Bericht über den extremsten Fall beschränken, bei welchem 1 ½ %ige Chloralhydratlösung bei einstündiger Wirkung zur Anwendung kam. Die äußerste Grenze der anzustellenden Versuche war damit erreicht, da nur ein geringer Prozentsatz der Wurzeln eine solche Behandlung zu überdauern vermochte. Die nachteilige Wirkung des Reagens ließ sich äußerlich an den Wurzeln erst etwa nach Ablauf eines halben Tages deutlich erkennen. Daher viele Wurzeln, die zuvor fixiert und in Schnittserien verlegt wurden, alle Kerne ihrer jugendlichsten Gewebeteile verändert zeigten. Diese Veränderung veranlaßte eine gleichmäßige Durchfärbung des gesamten Kerninhalts mit Eisenhämatoxylin. Sie war dadurch bedingt, daß die Nucleolarsubstanz sich gleichmäßig durch die ganze Kernhöhle verteilt hatte. Die Kerne älterer Zellen der Wurzelhaube und des Wurzelkörpers zeigten diese Veränderung nicht; ihre Nucleolen waren in gewohnter Weise abgegrenzt und dementsprechend auch nur allein dunkel gefärbt. Kernteilungen, welche die Chloralisierung in der Wurzel angetroffen hatte, blieben sistiert und offenbarten in ihrer Färbung Absterbeerscheinungen. Neue Kernteilungen stellten sich in solchen Wurzeln nicht ein.

Schnittserien durch Wurzeln, welche die Behandlung ohne tödliche Folgen überstanden hatten, zeigten auch an den Vegetationspunkten Kerne mit gut abgegrenzten Nucleolen. Schon in Wurzeln, die fünf Stunden nach der Chloralisierung fixiert worden waren, konnte man eine größere oder geringere Zahl neuer Kernteilungen antreffen. Hingegen suchte man nach zweikernigen Zellen meistens vergeblich. Hieraus ergab sich der sehr wahrscheinliche Schluß, daß die Chloralisierung in diesen Wurzeln eine im Gang befindliche Kernteilung entweder so stark schädigt, daß sie zu irgend welcher Rekonstruktion der Anlagen nicht mehr fähig ist, oder so wenig beeinflußt, daß sie zu Ende geführt werden kann. Die bedeutenden Größenunterschiede, welche die Kerne der *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln nach ihrer Fixierung zeigen können, erschweren im Einzelfall die Entscheidung darüber, ob man es mit einer Volumenzunahme infolge von Verschmelzung oder einer Einwirkung des Reagens zu tun habe. Anderseits ist mir nicht eine Kernplatte in den zahlreichen, vornehmlich nach 5 und nach 27 Stunden fixierten Wurzeln entgegengetreten, bei der ich mit Bestimmtheit auf eine syndiploide Chromosomenzahl hätte schließen können. Bemerkt sei anbei, daß die nur einfach diploiden Kernplatten von *Purpureus*, die ich in meinen Figuren 58 bis 60, Taf. VII, zur Darstellung brachte, einer mit 1 ½ % Chloralhydrat eine Stunde lang behandelten und nach 27 Stunden fixierten Wurzel entnommen waren. Auch nach jenen zusammengesetzten, an amitotische Teilungsbilder erinnernden Kernen, wie man sie in der Streckungszone entsprechender Erbsenwurzeln zu sehen bekommt, sucht man in *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln, die man 27 Stunden nach der Chloralisierung fixierte, vergebens. Die Verteilung der ganz vereinzelten zweikernigen Zellen in den Zellenzügen dieser Wurzeln ist anderseits eine solche, daß man annehmen muß, es seien in einem gegebenen Zellenzuge aus den zweikernig gewordenen Zellen immer wieder zweikernige Zellen hervorgegangen, so zwar, daß eine zweikernige Zelle bei der Teilung jedesmal wieder eine neue mittlere zweikernige Zelle und zwei terminale einkernige Zellen lieferte. Sicher lehrte aber diese Untersuchung der chloralisierten *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln, daß eine Neigung zur Verschmelzung diploider Kerne in diesen Wurzeln nicht vorhanden ist, daß sie somit nicht die Vorstellung fördern, daß man eine besondere Beanlagung zu solchen Verschmelzungen an Orten der Neubildung bei *Laburnum* und *Purpureus* annehmen dürfe.

Daß die Sproßvegetationspunkte von *Laburnum Adami* die Vorstellung nicht stützen, daß diese Pflanze eine Pfropfhybrid sei, hatte ich in meinem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung bereits entwickelt. Die hier beigefügten Kerne aus den Sproßvegetationspunkten dieser Pflanze und ihrer Eltern, des *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus*, bringen hier dafür die Belege. Gleichzeitig hat die Heranziehung der chloralisierten *Laburnum*- und *Purpureus*-Wurzeln das Gebiet der Vergleichungen noch erweitert, und zwar ebenfalls mit negativem Erfolg für die gestellte Frage.

Das anregende *Laburnum Adami*-Rätsel hatte ich schon im Jahre 1884 in Beziehung zu den Erscheinungen zu bringen gesucht, die mir die Befruchtungsvorgänge darboten. Es geschah das in den „Neuen Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung". In dieser Arbeit kam ich zu Vorstellungen über den Befruchtungsvorgang, die in der Inhaltsübersicht in solche Sätze zusammengefaßt wurden, wie: Der Spermakern und Eikern sind echte Zellkerne . . . Der Spermakern vollzieht allein die Befruchtung . . . Eine Kopulation von Cytoplasmamassen gehört nicht mit zum Befruchtungsvorgang.[1]) . . . Der allgemeine Schluß, daß die Kerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind, wurde im nämlichen Jahr unabhängig von mir auch von Oskar Hertwig[2]) ausgesprochen. Bei dem Versuch, die Ergebnisse meiner Untersuchungen zur Beleuchtung des Propfhybridenproblems zu verwerten[3]), erörterte ich die Möglichkeit, daß eine Kopulation von Kernen kambialer Zellen an der Veredlungsstelle erfolgt sei. Ich warf die Frage auf, ob nicht in diesem seltsamen Falle eine Knospe entstand, deren Kerne ihrer Mehrzahl nach von einem Kopulationsvorgang abstammten, der Minderzahl nach reine Kerne von *Laburnum vulgare* und von *Cytisus purpureus* darstellten. Die kopulierten Kerne ließ ich den Charakter der *Laburnum Adami* bestimmen, die reinen die Bildung der *Laburnum vulgare*- und *Cytisus purpureus*-Zweige veranlassen. — Fragen der Chromosomenzahl kamen damals noch nicht in Betracht und konnten nicht als Prüfstein der gemachten Annahme gelten. Anders schon im Jahre 1892 als August Weismann

1) a. a. O., S. VIII u. IX.

2) Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung, 1884.

3) a. a. O., S. 169.

den Versuch machte, das Verhalten der „Pfropfhybriden" in Einklang mit seiner Theorie der Vererbung zu bringen[1]). Daß die Blüten von *Laburnum Adami*[2]) nicht eine bestimmte, bei ein und derselben Pflanze übereinstimmende Mischung der Eltern-Merkmale aufweisen, spricht nach A. Weismann entschieden dafür, daß *Laburnum Adami* ein echter Pfropfbastard und kein gewöhnlicher Samenbastard ist. A. Weismann hielt damit die Streitfrage, ob es solche Pfropfbastarde überhaupt gebe, für entschieden und erklärte sich die Entstehung des *Laburnum Adami*-Sprosses an der Veredlungsstelle aus der Verschmelzung von Kambiumzellen des Edelreises und der Unterlage. Dann müsse aber, fügt A. Weismann hinzu, die Zahl der Idanten bei *Laburnum Adami* so groß sein „als die der beiden Stammarten zusammengenommen". Die Richtigkeit seiner Annahme sei also durch Beobachtung kontrollierbar. A. Weismann stellte also bereits 1892 an die Kerne des *Laburnum Adami* dieselben Anforderungen wie ich 1905 in dem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung. Das war mir nicht gegenwärtig, als ich den genannten Aufsatz niederschrieb, daher ich Weismanns Gedankengang hier anzuführen nachhole. So vermutete A. Weismann eine „abnormale Amphimixis" als Grundlage der seltsamen Erscheinungen bei *Laburnum Adami.* Er meinte weiter, daß häufig ungleiche Verteilung der beiderlei Eltern-Idanten auf die Tochterkerne eintrat und dadurch die Schwankungen in der Mischung der Charaktere hervorgerufen wurden[3]). Dies sei nur so zu verstehen, daß man annimmt, daß die Verbindung der beiderlei Idioplasmen sich hier leicht wieder löst, daß ungleiche Kernteilungen in dem Sinne eintreten, daß zahlreichere *Purpureus*-Idanten in den einen Tochterkern übergehen, zahlreiche *Laburnum*-Idanten in den andern, oder daß wenigstens der eine oder andere Idant ganz in den einen Tochterkern übergeht, anstatt sich längs zu spalten und mit je einer Spalthälfte zu je einem Tochterkern zu stoßen. Das seien freilich zunächst nur Vermutungen, aber wohl nicht ganz ungerechtfertigte, da der Teilungsapparat jeder der beiden Arten doch auf eine geringere Anzahl von Idanten berechnet ist, als nach der Fusion zweier Kerne vorhanden sein müssen.

---

1) Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, 1892, S. 445 ff.

2) Ich will hier auch bei Erörterung der älteren Literatur den betreffenden Bastard, was zutreffender ist, als *Laburnum Adami* anführen, ungeachtet er dort als *Cytisus Adami* figuriert.

3) a. a. O., S. 449.

Unordnung bei der Teilung dürfte daher leicht entstehen. Möglicherweise wären unbekannte Anziehungskräfte hierbei auch noch im Spiele. Untersuchungen der Idantenzahl könnten darüber Sicherheit geben. Jedenfalls deuteten die Erscheinungen darauf hin, daß die Idioplasmen der beiden Eltern sich im Laufe der Zellteilungen leicht wieder trennen. Diese Trennung mag etwa, nach Weismann, mit der einseitigen Überwanderung nur eines Idanten beginnen, worauf das Vorwiegen des einen Elters in manchen Merkmalen folgen muß; hat sich aber im Laufe des Wachstums die Trennung gesteigert, so werden größere Zellengruppen scheinbar reines Idioplasma von *Laburnum* oder *Purpureus* enthalten und entsprechende Sprosse bilden. Weismann schließt seine Erörterungen über *Laburnum Adami* damit ab, daß er meint, dieser Fall bilde also keine Schwierigkeit für seine Theorie, sondern zeige im Gegenteil, daß sie imstande ist, auch solche Erscheinungen bis in kleine Einzelheiten hinein zu erklären, für welche sie nicht erdacht worden war[1]).

Die Probe auf die Richtigksit seiner theoretischen Erklärung des *Laburnum Adami* sollte aber, wie August Weismann selber angab, durch den Nachweis erbracht werden, daß die Zahl der Idanten bei diesem Gewächs so groß sei als die der beiden Stammarten zusammengenommen. Das haben die von mir angestellten Untersuchungen der Vegetationspunkte von *Laburnum vulgare*, von *Cytisus purpureus* und von *Laburnum Adami* nicht ergeben. Dabei muß betont werden, daß die Vegetationspunkte von *Laburnum Adami* auch dann nicht die doppelte, vielmehr dieselbe Chromosomenzahl wie die Vegetationspunkte von *Laburnum vulgare* oder von *Cytisus purpureus* aufwiesen, wenn sie ganz typischen Sprossen des Hybrids angehörten. Damit erschien zugleich theoretisch die Annahme ausgeschlossen, daß durch „ungleiche Kernteilungen“ die ursprüngliche Chromosomenzahl der Pfropfhybriden herabgesetzt worden sei.

Gegen solche „ungleiche Kernteilungen“ und dadurch veranlaßte Herabsetzungen der Chromosomenzahl würden heute auch noch andere Bedenken auftauchen, wo die Forschung dahin neigt, jedes Chromosom mit besonderen Erbeinheiten auszustatten.

In pathologischen Geweben sollen hingegen ungleiche Kernteilungen dieser Art, zum mindesten den vorhandenen Angaben

1) a. a. O., S. 450.

nach im Tierreich, möglich sein. Da solche Kernteilungen von bestimmten Forschern der typischen Reduktionsteilung zur Seite gestellt worden sind, so könnten sie für unser Problem immerhin in Betracht kommen. Aus diesem Grunde gehe ich auf sie, wenn auch nur referierend, hier ein. Es fiel J. Bretland Farmer, J. E. S. Moore und C. E. Walker auf[1]), daß in einer großen Zahl bösartiger Geschwülste beim Menschen sich Kernteilungen einstellen, die auffallend ähnlich jenen sind, die man als heterotypische bezeichnet und die den Reifungszustand der Geschlechtsdrüsen charakterisieren. Als bezeichnend für letztere — nach dem Standpunkt, den die Verfasser in Fragen der heterotypischen Kernteilung einnehmen — werden hervorgehoben: 1. der Zustand der Ruhe und des Wachstums; 2. die Bildung der halben Zahl von Chromosomen aus dem ruhenden Kern; 3. die abweichende Gestalt dieser Chromosomen, die Schlingen, Ringe, Vierergruppen und dergleichen bilden; 4. ihre transversale statt der longitudinalen Teilung an der Spindel. Die Nachkommen solcher Zellen beharren bei der reduzierten Chromosomenzahl und verhalten sich den umgebenden Geweben gegenüber gewissermaßen wie ein Neoplasma. Am Grunde fortgeschrittener pathologischer Neoplasmen sollen nun in einer wechselnden Zahl von Zellen die Kerne bedeutend wachsen und ihre Chromosomen in ähnliche Schlingen legen, wie solche in den Prophasen der heterotypischen Teilung sich bilden. Noch wichtiger ist, daß die Zahl der Chromosomen in diesen Kernen auffallend kleiner wird als in den umgebenden normalen somatischen Zellen. In manchen Fällen beträgt sie annähernd die Hälfte und soll, so wie es die Verfasser für die heterotypische Teilung in den Gonotokonten annehmen, an der Spindel einer Querteilung unterliegen. Die weitere Teilung der mit der reduzierten Chromosomenzahl versehenen Kerne vollziehe sich dann ähnlich wie in sonstigen somatischen Zellen und ohne daß die Chromosomenzahl geändert werde. Diese Wahrnehmungen erweckten in den Verfassern die Vorstellung, daß bei dem Auftreten solcher Neoplasmen der normale somatische Verlauf der Entwicklung aufhöre und in jenen übergehe, der für reproduktive oder „gametoide“ Gewebe bezeichnend ist.

---

1) On the Ressemblances exhibited between the Cells of malignant growths in Man and those of normal reproductive Tissues, Procced. Roy. Soc., Bd. 72, 1903, S. 499. Alle diesbezüglichen Arbeiten haben jetzt J. E. S. Moore und C. E. Walker zusammengestellt in ihrem First Report on the Cytological Invertigation of Cancer. Liverpool, 1907.

Auf die vorläufige Mitteilung, die ohne Figuren erschien, folgten alsbald weitere Abhandlungen, die auch Abbildungen brachten. Zunächst bestätigte E. S. Bashford und J. A. Murray[1]) das Auftreten „heterotypischer“ Kernteilung in entsprechenden Tumoren bei der Forelle, der Maus und dem Hunde, nur daß die Verfasser diese sich heterotypisch teilenden Zellen nicht für die Geschwulstbildung verantwortlich machen wollten. Letztere werde durch somatisch sich teilende Zellen hervorgebracht. Die „Reduktionsteilung“ stelle eine terminale Phase im Lebenszyklus der Krebszellen vor, so wie das auch der Fall sei „in der Geschichte der tierischen Sexualzellen“ [2]). Dem entgegen erklärte alsbald D. von Hansemann[3]), dem auf dem Gebiete der Geschwulstforschung weit zurückreichende Erfahrungen zu Gebote stehen, solche mit heterotypischen Teilungsbildern verglichene Figuren in Tumoren für pathologische Mitosen, wobei er auf seine zahlreichen Arbeiten über diesen Gegenstand verwies. Er hob des weiteren noch hervor, daß die in den Geschwulstzellen häufig vorkommende Herabsetzung der Chromosomenzahl nicht das Ergebnis einer heterotypischen Reduktionsteilung sei, sondern eine Folge asymetrischer Mitosen und des Zugrundegehens einzelner Chromosomen. — In einem zweiten Bericht über ihre Befunde bei der Krebsforschung, die sich auch über Tumoren bei der Katze, dem Pferd und der Kuh erstreckte, meinten nun E. F. Bashford und J. A. Murray zu finden, daß in jungtransplantierten Epitheliomaten ähnliche Kernverschmelzungen sich einstellen, wie bei der Konjugation vieler Protozoen und niederer Gewächse[4]). Doch müßten weitere Untersuchungen erst entscheiden, ob die Konjugation von Zellen oder Kernen im normalen Gewebe, der Ausgangspunkt für die Krebsbildung sei[5]). Ein solcher Nachweis wäre in der Tat nötig, damit die gemachte Annahme mehr als eine bloße Möglichkeit darstelle. Zu den „heterotypischen Teilungsbildern“ der malignen Neubildungen äußerte hierauf

1) The Significance of the Zoological distribution, the Nature of the Mitoses, and the Transmissibility of Cancer, Proceedings of the Royal Society, Bd. 73, 1904, S. 66.

2) a. a. O., S. 70.

3) Über Kernteilungsfiguren in bösartigen Geschwülsten, Biol. Zentralbl., 1904, Seite 189.

4) The Zoological distribution, the Limitations in the Transmissibility, and the comparative histological and cytological Characters of malignant new growths. Scientific Reports on the investigations of the Cancer Research Fund Nr. 1, 1904, S. 31.

5) a. a. O., S. 34.

Valentin Häcker[1]) seine Ansicht. Es stehe zunächst, so meint er, zweifellos fest, daß „wirklich eine auffallende Ähnlichkeit zwischen manchen in malignen Neubildungen gefundenen Kernteilungsbildern und den heterotypischen Formen der Reifungsperiode besteht“. – Ich kann davon absehen, daß Valentin Häcker den heterotypischen Teilungsmodus „als Ausdruck eines nicht oder nur wenig differenzierten Zustandes der Zelle“ auffaßt, diesen Zustand aber sowohl in den unreifen Geschlechtszellen als auch den Geschwülsten herrschen läßt; wichtiger für uns sind andere Analogien, auf die er bei den in Betracht kommenden Vorgängen hinweist[2]). Durch Einwirkung von Äther auf in Furchung begriffene Cyclops-Eier hatte Häcker in diesen „an Stelle der gewöhnlichen somatischen Mitosen mit hufeisenförmigen Chromosomen und dicht aneinander gelagerten Spalthälften, teils echt heterotype Ring- und Tonnenfiguren, teils ausgesprochene diakinetische Bilder“ erlangt. „Es wird also“, schreibt V. Häcker weiter „durch Ätherisierung des Cyclops-Eies die nämliche Umformung der Chromosomen erreicht, welche auch in malignen Tumoren beobachtet worden ist, nämlich die Umwandlung des somatischen in den heterotypischen Teilungsmodus“. Es werde damit die Frage nahe gelegt, „ob nicht das Auftreten der heterotypischen Teilungsformen als eine unmittelbare Reaktion auf bestimmte Klassen von Reizen aufzufassen ist“. V. Häcker erinnert auch daran, daß die Ähnlichkeit zwischen den in malignen Neubildungen auftretenden pathologischen Teilungsfiguren und den durch Einwirkung von Reagentien künstlich hervorgerufenen Abnormitäten schon zu wiederholten Malen auch von anderer Seite hervorgehoben worden ist[3]). Die von V. Häcker ätherisierten Cyclops-Eier kehrten nach Aufhebung der Ätherisieruug wieder zum gewöhnlichen Kernteilungstypus zurück.

Ich kann V. Häcker nicht darin folgen, daß eine Mitose, wie er sie an den ätherisierten Cyclops-Eiern beobachtete, nur auf das Merkmal einer gewissen äußeren Ähnlichkeit hin als heterotypisch bezeichnet werde. Ich verbinde mit diesem Begriff ausschließlich die Vorstellung der heterotypischen Reduktionsteilung, die den Generationswechsel einleitet. Anderseits möchte ich zunächst der

1) Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder, Biolog. Zentralbl., 1904, S. 787. Vgl. auch V. Häcker, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900, S. 9.

2) a. a. O., S. 794.

3) a. a. O., S. 794.

Auffassung von V. Häcker und damit auch von D. von Hansemann beipflichten, daß die an heterotypische Mitosen erinnernden Teilungsbilder in Tumoren pathologische Abnormitäten sind, die ein gegebener Reiz auslöst.

Daß die „heterotypischen" Kernbilder in Tumoren und die echte Reduktionsteilung nicht die gleichen Dinge seien, behaupten neuerdings auf Grund fortgesetzter Untersuchungen auch E. F. Bashford und J. A. Murray[1]). Zu gleicher Zeit heben sie hervor, daß es sich bei dem in Betracht kommenden Teilungsvorgang nicht um eine genaue, sondern nur um eine unregelmäßige Halbierung der Chromosomenzahl handelt, daß somit tatsächlich eine asymetrische Mitose im Sinne D. von Hansemanns vorliege. Es seien veränderte somatische Mitosen im Spiele, die nur eine äußere Ähnlichkeit mit heterotypischen Teilungen hätten. Dabei wäre im Einzelfall nicht zu entscheiden, ob die Herabsetzung der Chromosomenzahl durch asymmetrische Teilung, Ausfall vom Chromatin, oder unter Umständen auch durch multipolare Mitosen erfolge.

Doch J. Bretland Farmer, J. E. S. Moore und C. E. Walker bleiben bei ihrer Beurteilung des Vorgangs und geben dem in einem weiteren Aufsatz Ausdruck[2]). Auch ihre neuen Figuren der als heterotypische Teilung gedeuteten Vorgänge zeigen Ähnlichkeiten mit einer solchen[3]), doch über diese geht es schließlich nicht hinaus. Die Übereinstimmung wird auch dadurch nicht festgelegt, daß die Verfasser meinen, bestimmte in den betreffenden Geschwulststellen auftretende, bläschenförmige, mit einem dichten Kern im Innern versehenen und als Plimmersche Körperchen bekannte Gebilde, mit „archoplasmatic vesicles"[4]) in den reproduktiven Zellen der Hoden vergleichen zu müssen. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, auf die verschiedenen Deutungen einzugehen, welche die Plimmerschen Körperchen bereits erfahren haben, es genüge der Hinweis darauf, daß diese Deutung sehr verschieden bisher ausfiel und daß jene Gebilde sogar auch schon für Parasiten

1) On the occurrence of Heterotypical Mitoses in Cancer, Proceedings of the Royal Society, Bd. 77 B, 1906, S. 226.

2) On the Cytology of Malignant Growths, Proceedings of the Royal Society, Bd. 77 B, 1906, S. 336.

3) Die Figuren 6, Taf. X, 7 bis 9, Taf. XI.

4) On the Resemblances existing between the „Plimmers Bodies" of Malignant Growths and Certain Normal Constituents of Reproductive Cells of Animals. Proceedings of the Royal Soc., Bd. 76 B, 1905, S. 230.

gehalten und als solche für die Erreger der Krebsgeschwülste erklärt worden sind[1]). — Die Vorstellung von Farmer-Moore-Walker, daß bei maligner Geschwulstbildung der somatische Entwicklungsgang in den „gametoiden" übergehe, hätte noch eine andere auffällige Seite. Denn ein „gametoides" Gewebe wäre damit bei Tieren gegeben, bei denen der haploide Zustand im normalen Entwicklungsgang auf die Vierteilung beschränkt ist, welche die Geschlechtsprodukte liefert. Weit mehr wird aber auch dem Botaniker die Annahme zusagen, daß es sich bei den Vorgängen, welche die Geschwulstbildung aufweist, um Rückschläge zum meristematischen, d. h. embryonalen Zustande handle, wie er im Pflanzenreich durch die mannigfaltigsten Reizwirkungen als sekundäre Kambiumbildung ausgelöst wird. Der embryonale Ursprung der Tumoren hat auch mehrfach schon in der tierischen Pathologie seine Vertreter gefunden, wenn dabei auch nicht eine Rückkehr zum embryonalen Zustand, sondern ein Zurückbleiben von ursprünglichen embryonalen Anlagen angenommen wurde[2]). — Neuerdings geben auch J. E. S. Moore und C. E. Walker[3]) Kernsverchmelzungen und zwar zwischen den Kernen eingewanderter Leucocyten und somatischen Kernen zu Beginn der Cancerbildung an. Sie wollen es noch dahingestellt lassen, ob der Vorgang sich mit Befruchtung vergleichen lasse. Es könne sich auch, meinen sie, um einen phagocytischen Vorgang handeln, der keinen wirklichen Anteil an der Bildung des „gametoiden Gewebes" habe. Da möchte ich denn auch wieder daran erinnern, daß die Kerne, deren Verschmelzung hier angegeben wird, diploid sind, und daß bei allen sonstigen bis jetzt bekannten Kernverschmelzungen, welche Ersatz für Befruchtung bilden, so bei Uredineen, den Farnprothallien, es haploide Kerne sind, die sich vereinigen, um auf solche Weise dem Verschmelzungsprodukt die für die Ausbildung der diploiden Generation nötige Chromosomenzahl zu verschaffen.

Ich habe auch diese Angaben nicht übergehen wollen, um alle bisher bekannten Kernteilungsvorgänge hier zusammen-

---

1) Vgl. besonders L. Feinberg, Das Gewebe und die Ursache der Krebsgeschwülste, unter Berücksichtigung des Baues der einzelligen tierischen Organismen, 1903, S. 163 ff. und Über die Erreger der Krebsgeschwülste der Menschen und Säugetiere, Wiener klin. Wochenschr., Nr. 45 u. 46 vom Jahre 1903.

2) Hugo Ribbert, Die Entstehung des Carcinomes. 1905, S. 4.

3) In dem schon zitierten First Report of the cytological investigation of Cancer, 1907, S. 25.

zustellen, die zu einer Herabsetzung der Chromosomenzahl führen sollen. Daran darf ich nun aber auch die Erklärung knüpfen, daß es sich in allen diesen Fällen um Vorgänge handelt, die auf die uns vorliegenden Fragen keine Anwendung finden können. Nicht nur, daß derartige Erscheinungen wie die zuletzt geschilderten bis jetzt im Pflanzenreich unbekannt sind, uns auch nicht in unseren chloralisierten *Pisum- Laburnum-* und *Cytisus*-Wurzeln entgegentraten, sondern weil sie außerdem so ungleiche Teilungsprodukte liefern, daß sie für die angestrebte Erklärung der uns beschäftigenden Erscheinungen nicht zu brauchen sind.

Bei alledem ist es klar, daß, wenn auch alle theoretischen Erwägungen, die auf Grund bekannter Tatsachen sich jetzt anstellen lassen, gegen die Annahme von Pfropfhybriden sprechen würden, sie den Tatsachen sich zu fügen hätten, mit dem Augenblick, wo die Existenz derartiger Hybriden erwiesen wäre. Dann läge eben der Beweis vor, daß die vorhandenen Theorien nicht zutreffen, oder nicht für alle Fälle reichen, und daß sie entweder aufgegeben oder erweitert werden müssen.

Einen schwierigen Stand hat nun diejenige Theorie der Vererbung, die ich hier vertrete, den Angaben gegenüber, die sich auf die „Propfbastarde“ von Bronvaux beziehen. An dem genannten, in der Nähe von Metz gelegenen Orte trägt ein mehr als hundertjähriger Stamm von *Mespilus monogyna*, unmittelbar unter der Stelle, wo auf ihm *Mespilus germanica* veredelt ist, zwei, wohl mehrere Jahrzehnte alte Zweige, die eine Mischung der Merkmale von *Mespilus monogyna* und *Mespilus germanica* in verschiedenen Verhältnissen zeigen. Zu diesen Zweigen gesellte sich in gleicher Höhe, doch an der entgegengesetzten Seite des Stammes, im Jahre 1894 ein dritter Trieb, der sich zunächst wie ein reiner Weißdornzweig verhielt, dann aber ebenfalls hybride Merkmale äußerte. Aus dem einen der beiden zuerst genannten Zweige brach endlich im Jahre 1899, in nicht minder auffälliger Weise, ein ganz typischer Mispeltrieb hervor und hierauf aus ihm ein kurzer Sproß, der sich verzweigte, um einerseits Mispelblüten, anderseits Weißdornblüten zu tragen. Der merkwürdige Baum, um den es sich handelt, ist somit an seiner Basis Weißdorn, Bastard in der Mitte und Mispel im oberen Teile.

Auf diesen Baum wurden die Inhaber der Firma Simon-Louis Frères aufmerksam gemacht, lieferten seine erste Schilderung und

brachten ihn in den Handel. Das Nähere darüber ist in Ascherson-Gräbner, Synopsis der Mitteleuropäischen Flora[1]) zu vergleichen. Da wird zu dem hybriden Teile des Baumes bemerkt: „Bei der Fähigkeit vieler *Mespilus*-Formen, namentlich starker Stammteile, aus dem meristematischen Gewebe von vernarbenden oder vernarbten Wunden reichlich Adventivsprosse zu treiben, ist wohl anzunehmen, daß die Entstehung der oben beschriebenen Zwischenformen dadurch zustande gekommen ist, daß von den adventiv an der Veredlungsstelle entstehenden Vegetationskegeln, die zu Knospen und Trieben auswachsen, einige zum Teil dem Bildungsgewebe der *Mespilus monogyna*, zum anderen Teile der *Mespilus germanica* angehörten, eine Annahme, die bei den häufig sehr kompliziert ineinander greifenden Verwachsungszonen besonders an älteren Veredlungen und dem häufig massenhaften Auftreten von Adventivknospen solcher alter Wundmasern nicht wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat.“ Die hier erörterten Möglichkeiten entsprechen bis zu einem gewissen Grade denen, die ich für *Laburnum Adami* 1884 erwogen hatte und über die ich zuvor berichtete, nur greifen sie nicht bis auf die Fragen des Verhaltens der Kerne zurück und erörtern nicht ihre etwaige Verschmelzung. Daß aber ohne Kernverschmelzungen, nur durch das Nebeneinander spezifisch verschiedener Meristemzellen, eine solche Durchdringung der Merkmale zustande kommen sollte, wie sie typische Sprosse der „Pfropfhybriden“, im besonderen solche von *Laburnum Adami* aufweisen, ist zunächst kaum vorstellbar. Daher auch Fr. Noll in seiner den Bronvaux-Bastarden gewidmeten Studie mit der Annahme von Kernverschmelzungen rechnet[2]). Er weist zunächst darauf hin, daß verschiedene Beispiele vegetativer Kernverschmelzungen in der letzten Zeit bekannt wurden[3]). Er beruft sich auf die Arbeiten von „Miehe, Hottes, Schrammen, Körnicke, Farmer, Moore, Digby u. a.“, welche zeigen, „daß Zellkerne verhältnismäßig leicht aus einer vegetativen Zelle in eine andere übertreten können“. Dann hebt Fr. Noll besonders noch hervor, daß „Němec in einer Reihe interessanter Untersuchungen gezeigt“ habe, „daß in auf solche Art zweikernig gewordenen Zellen die Kerne miteinander

1) Bd. VI, 2. Abteilung (Lieferung 44 u. 45), 1906, S. 45.

2) Blütenzweige zweier Bastarde von *Crataegus monogyna* und *Mespilus germanica*, Sitzungsber. d. Niederrh. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 1905, A., S. 20.

3) a. a. O., S. 27.

verschmelzen und der zweiwertige Kern sich später regelrecht mitotisch teilt". — Doch bei allen diesen Angaben handelt es sich um die Verschmelzung vegetativer Kerne derselben Art, während für die Entstehung von Propfhybriden verschiedenartige Kerne in Betracht kommen. Eine Vereinigung verschiedenartiger Kerne findet aber tatsächlich bei jeder geschlechtlichen Hybridation statt, so daß Fr. Noll[1]) ihr Zustandekommen auch für verschiedenartige vegetative Kerne für realisierbar hält, angenommen, daß eine ganze Reihe besonders günstiger Bedingungen hierbei zusammenwirken. — Nun haben aber die Kerne in den Vegetationspunkten von *Laburnum Adami* nicht mehr Chromosomen als in jenen von *Laburnum vulgare* oder von *Cytisus purpureus* aufzuweisen. Aus Fr. Nolls Untersuchungen ergibt sich, daß allem Anschein nach auch die Kerne in den Vegetationspunkten der aus Bronvaux stammenden Bastarde von *Mespilus monogyna* und *Mespilus germanica*, „nicht doppelgehaltig" sind[2]). Um diese Erscheinung in Einklang mit der Annahme, daß diese Bastarde dessenungeachtet Pfropfhybriden sind, zu bringen, möchte Fr. Noll einen Reduktionsvorgang in den Kernen zu Hilfe nehmen. Er weist zunächst darauf hin, daß die Untersuchungen auf dem in Betracht kommenden Gebiete durchaus nicht abgeschlossen sind und immer noch neue, zum Teil überraschende Tatsachen fördern. Eine solche Tatsache könnte aber auch hier plötzlich die Schwierigkeiten heben. Außerdem wären aber auch schon Angaben von B. Němec vorhanden, welche „Reduktionsteilungen vegetativ vereinigter, also doppelgehaltiger Kerne zu normalgehaltigen" wahrscheinlich machen.

Fr. Noll hat die in Bronvaux entstandenen „Pfropfhybride", sowie den Stamm, der sie trägt, auf das sorgfältigste untersucht. Wir sind dadurch über die äußeren und inneren Merkmale dieser interessanten Hybride und ihres Erzeugers genau unterrichtet und ebenso auch über alle bisher an den hybriden Produkten beobachteten Rückschläge. Aus Nolls Untersuchung geht, so scheint es, sicher hervor, daß die Unterlage des Baumes von Bronvaux eine reine *Mespilus monogyna*, das Reis eine reine *Mespilus germanica* ist. So bleibt, schließt Noll[3]), „für die spontan aus der Vereinigungsstelle hervorgegangenen Bastardzweige nur die Entstehungsmöglich-

1) a. a. O., S. 30.

2) a. a. O., S. 37.

3) a. a. O., S. 35.

keit offen, daß sie vegetativ entstandene Pfropfbastarde sind". Dieser Folgerung scheint nunmehr, entgegen der früheren Neigung, auch C. Correns sich anschließen zu wollen. Er fügt der Veröffentlichung seines in Meran gehaltenen Vortrags über Vererbungsgesetze nachträglich die Anmerkung hinzu[1]): „Inzwischen sind durch Noll Beobachtungen bekannt gemacht worden, die als die ersten allen kritischen Einwänden standhalten dürften". Ich hingegen kann mich noch nicht entschließen, meine Bedenken gegen das Bestehen von Pfropfhybriden fallen zu lassen. Ich meine, daß diese Zweifel berechtigt bleiben, so lange als für das Zustandekommen von Pfropfhybriden nur nachträglich gemachte Wahrnehmungen angeführt werden können, so lange es in einem Worte nicht gelang, Pfropfhybride willkürlich hervorzubringen und in ihrer Entstehung zu verfolgen. Es läßt sich tatsächlich auf Grund der Nollschen Untersuchungen kaum bezweifeln, daß die Unterlage des Baumes von Bronvaux *Mespilus monogyna* ist, was aber alles im Laufe der Zeiten mit dem auf dieser Unterlage veredelten Reis geschehen konnte, entzieht sich der Kontrolle. So ließe sich vorstellen, daß ursprünglich ein Bastardreis auf der Unterlage veredelt worden sei, und wenn man auch Noll darin beipflichten mag, daß es nicht eben wahrscheinlich erscheint, daß dieser in eine normale Mispel zurückschlug, so könnte immerhin eine solche Mispel einer zweiten Veredlung an der Basis des Bastards, der dann bis auf die Veredlungsstelle zurückgeschnitten worden wäre, ihren Ursprung verdanken. Das mag unwahrscheinlich sein, läßt sich nicht erweisen, ist aber sicherlich nicht ganz ausgeschlossen. Da der Stamm von Bronvaux an der Stelle, welche die Mischzweige trägt, über 100 Jahre alt ist, so bleibt das, was sich an ihnen einst ereignete, für immer der Prüfung entzogen.

Die Erwartung, daß solche Vorgänge, wie sie in chloralisierten Erbsenwurzeln sich abspielen, uns Aufklärung über das Verhalten der „Pfropfhybriden" bringen könnten, hat sich nicht erfüllt. Die Möglichkeit, daß spätere Entdeckungen hier neue Anknüpfungspunkte schaffen, besteht aber fort. Zunächst müssen wir aber uns auf das, was uns bekannt ist, stützen und das bleibt der Annahme von Pfropfhybriden wenig günstig. Um so wertvoller müssen uns

---

1) Gehalten in der allgemeinen Sitzung der Naturwissenschaftlichen und der Medizinischen Hauptgruppe der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte am 27. September 1905. S. 35, Anm.

so kritisch und sorgfältig durchgeführte Untersuchungen, wie sie Noll für die Bronvaux-Bastarde geliefert hat, erscheinen, denn sie schaffen ein sicheres Material für den weiteren Verfolg der Aufgabe.

Übereinstimmend geht aus allen Schilderungen hervor, daß an dem merkwürdigen Baum von Bronvaux die als Pfropfhybride gedeuteten Zweige an mehreren Stellen, unabhängig voneinander, der Veredlungszone des Stammes entsproßten. Die Anhänger des vegetativen Ursprungs dieser Hybriden haben somit auch mit der Tatsache zu rechnen, daß die vegetative Hybridation sich hier mehrfach vollzogen haben müßte. Daß eine so äußerst seltene Erscheinung sich an demselben Stamm wiederholt eingestellt haben sollte, ist nicht eben wahrscheinlich und würde die Hülfshypothese von ganz besonderen Dispositionen in den Geweben dieses Stammes verlangen.

Ich erinnerte schon einmal daran, daß mich bereits im Jahre 1884[1]) der Gedanke beschäftigte, ob nicht bei etwaiger Entstehung von Pfropfhybriden Kernverschmelzungen zwischen Unterlage und Reis sich vollzogen hätten. Ich stellte mir die Knospen der hypothetischen Pfropfhybriden zusammengesetzt aus Zellen mit doppelgehaltigen, solchen Verschmelzungen entstammenden Kernen und aus Zellen mit einfachen Kernen, die das Reis oder die Unterlage geliefert hätte, vor. Durch das Dominieren von Zellen dieser oder jener Kategorie suchte ich mir das Schwanken der Charaktere und die stattfindenden Rückschläge bei *Laburnum Adami* zurechtzulegen. Denkbar wäre es ja auch gewesen, daß die Vereinigung von nur einer Zelle der Unterlage mit einer Zelle des Reises, beziehungsweise die Vereinigung ihrer Kerne in demselben Protoplasten, den Ausgangspunkt des neuen Entwicklungsvorgangs bildete. Da eine in solcher Weise entstandene Knospe mit ganz gleichwertigen Zellen ausgestattet wäre und Hülfshypothesen für das Auftreten der Rückschläge verlangt hätte, so sah ich von ihr ab. Dagegen war die Annahme der Verschmelzung von nur zwei Zellen, einer der Unterlage und einer des Reises, später der Ausgangspunkt bei A. Weismanns Erörterung des Problems[2]), wobei Weismann ungleiche Verteilung der Idanten bei den Kernteilungen für eintretende Rückschläge verantwortlich machte. „Daß zwei jugendliche Pflanzenzellen, ohne zu verschmelzen“, schreibt A. Weismann,

---

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang usw., S. 169.

2) Das Keimplasma 1892, S. 448.

„den Vegetationspunkt des Mischling-Sprosses gebildet haben sollten, ist schwer denkbar, weil dann doch wohl nur eine dieser Zellen als Scheitelzelle funktioniert haben könnte, mithin der Vererbungs-Einfluß der anderen nicht auf ungezählte Tochtersprossen sich erstrecken könnte, wie dies doch tatsächlich der Fall ist. Jede akrofugal von der Scheitelzelle liegende Zelle der anderen Art müßte notwendig immer weiter von dem Vegetationspunkt abgedrängt worden sein im Laufe des Wachstums. Eine so innige Mischung der Charaktere, wie sie tatsächlich eintrat, könnte auf diesem Wege nicht zustande kommen".

Wir wissen heute, daß die Vegetationspunkte der Angiospermen keine Scheitelzelle besitzen und die Untersuchung der Vegetationspunkte von *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* lehrt, daß auch bei ihnen das Dermatogen von dem inneren Gewebe gut abgegrenzt ist. Weniger scharf setzen ihr Periblem und ihr Plerom gegeneinander ab. Auf medianen Längsschnitten durch tätige Knospen kann man durchschnittlich etwa 18 Dermatogenzellen zwischen den jüngsten Blattanlagen zählen. Bei der Anlage von Achselknospen, das lehren dieselben Präparate, tritt eine größere Zahl von Periblemzellen in Teilung ein und das Dermatogen folgt durch Einschaltung antikliner Wände diesem Vorgang. Eine neue Achselknospe läßt sich somit nicht auf eine einzige Zelle zurückführen. Anders liegt aber die Frage nach dem Ausgangspunkt einer im Innern des Gewebes entstehenden Adventivknospe, wo wir mit der Möglichkeit eines solchen einzelligen Ursprungs rechnen müssen. Unsere Kenntnisse sind in dieser Richtung für die scheitelzellosen Pflanzen nur gering, doch wissen wir beispielsweise sicher, daß eine Adventivknospe an gesteckten Begonienblättern aus einer einzigen Zelle, und zwar in diesem Falle einer Epidermiszelle, hervorgehen kann[1]).

In Ascherson-Graebners Synopsis wird ohne weiteres Eingehen auf das histologische Problem angenommen, daß die Entstehung der „Pfropfhybride" *Mespilus germanica* und *Mespilus monogyna* wohl der Vereinigung der Bildungsgewebe der Unterlage und des Reises zuzuschreiben sei[2]). Mit Kernverschmelzungen befaßt sich auch nicht M. W. Beijerinck[3]) in seinem Aufsatz „über

1) Adolph Hansen, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen, Abhandl. d. Senkenb. naturf. Gesellsch., Bd. XII, 1881, Sonder-Abzug S. 41.

2) a. a. O., Bd. VI, 1906, S. 47.

3) Bot. Ztg., II. Abt., 1901, S. 113.

die Entstehung von Knospen und Knospenvarianten bei *Cytisus Adami*". Er sucht nur zu erweisen, daß die Knospenvarianten an dieser Pflanze durch Variation einer Zellgruppe und nicht einer einzelnen Zelle entstehen. Dabei sind verschiedene der von ihm beobachteten Erscheinungen von Interesse. Eine Anzahl Knospen, die ihm vorlagen, zeigten sich an der Basis mit Schuppen von *Laburnum Adami*, weiter hinauf mit solchen von *Laburnum vulgare* bedeckt. Beide sind unschwer zu unterscheiden, da die Knospenschuppen von *Laburnum vulgare* silberweiße anliegende Haare tragen, die von *Laburnum Adami* nackt und grün sind. Aus diesen Knospen entwickelten sich reine Sprosse von *Laburnum vulgare*, offenbar, erklärt Beijerinck, „weil das Meristem dieser Knospen gänzlich zu *Laburnum vulgare* gehörte". Zwei andere Knospen sind aber Beijerinck begegnet, wo die Trennungslinie zwischen den Schuppen von *Laburnum Adami* und von *Laburnum vulgare* in der Längsrichtung, gerade durch die Mitte, ging. Daß auch im Innern der Knospen die Trennungsfläche das Meristem genau halbierte, ergab sich daraus, daß sich aus diesen Knospen Zweige entwickelten, welche genau zur einen Längshälfte aus *Laburnum Adami*, zur andern aus *Laburnum vulgare* bestanden. Nur der eine der beiden Zweige schloß seine Entwicklung im Herbst mit einer Winterknospe ab, deren Schuppen an den entsprechenden Seiten dem Typus des Zweiges treu blieben und zu *Laburnum Adami*, beziehungsweise zu *Laburnum vulgare* gehörten. Aus dieser Knospe ging dessenungeachtet im nächsten Jahre ein reiner Zweig von *Laburnum vulgare* hervor. An den beiden Zweigen zeigten Blätter, die der Grenzlinie von *Laburnum Adami* und von *Laburnum vulgare* entsprangen, zur Hälfte den einen, zur Hälfte den anderen Bau. Eine ähnliche Halbierung der Merkmale war an den Sprossen zu beobachten, die aus den Achselknospen dieser Blätter im nachfolgenden Jahre hervorgingen. Das alles verwertet Beijerinck vornehmlich zu dem Schlusse, daß es nicht einzelne Zellen, sondern stets mehrere sein müßten, welche den Anlagen den Ursprung gaben. Weiter folgert Beijerinck, daß der Variationsprozeß, welcher die Entstehung der *Laburnum vulgare*-Varianten veranlaßte, in dem ersteren Falle in dem ganzen Meristem zugleich, in den folgenden in der Hälfte dieses Meristems wirksam war. Ebenso müsse die Entstehung von *Cytisus purpureus*-Varianten auf der Variation eines schon konstituierten *Laburnum Adami*-Meristems beruhen, denn es kam ein Fall zur Beobachtung,

wo ein Kurztrieb, der seit mehreren Jahren als *Laburnum Adami* fortgewachsen war, sich hierauf in *Cytisus purpureus* fortsetzte. Während Beijerinck die *Laburnum vulgare*-Varianten immer einzeln entstehen sah, konnte er das gruppenweise Auftreten der *Cytisus purpureus*-Knospen feststellen. So verwandelten sich in einem bestimmten Falle, von sechs selbständigen, seit drei Jahren an der Spitze eines mehrjährigen Längstriebes von *Laburnum Adami* ruhenden, durch kurze Internodien getrennten Knospen, nicht weniger als vier in *Cytisus purpureus*. Es waren das die zwei unteren und zwei oberen Knospen, während die zwei mittleren *Laburnum Adami* blieben. „Hier muß“, so schließt Beijerinck, „die Ursache der Variabilität also längere Zeit, jedoch mit Unterbrechungen, während des Wachstums eines Längssprosses wirksam gewesen sein und sich über mehrere Meristeme ausgedehnt haben. Dieses erscheint kaum anders erklärbar, als durch die Voraussetzung, daß die Variabilität auf die Gegenwart eines spezifischen Körpers, welcher eine ganze Zellgruppe durchströmen kann, zurückgeführt werden muß“. — Zur Bekräftigung dieser letzten Vorstellung kann Beijerinck hinzufügen[1]), daß er ganz ähnliche Beobachtungen wie die geschilderten auch an einem bunten Exemplar von *Pelargonium zonale* habe anstellen können. An diesen war eine zur Hälfte grüne, zur andern Hälfte bunte Knospe zur Entwicklung gelangt und ein Sproß erzeugt, der während seiner ganzen Vegetationsperiode den gemischten Charakter beibehielt. So könne auch der Albinismus in der einen Hälfte eines Meristems existieren, ohne seine andere Hälfte auch nur im allerwenigsten zu affizieren. Nehme man somit an, daß der Albinismus auf der Gegenwart eines spezifischen Contagiums beruhe, so müsse dieses, wenigstens in dem gegebenen Falle als völlig unlöslich und an der albicaten Zellgruppe des Meristems festgebunden betrachtet werden.

Fragen wir uns, wie sich die Erscheinungen gestalten müßten, wenn unverschmolzene Zellen von *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* in die Bildung des ersten Vegetationspunktes von *Laburnum Adami* getreten wären, so ließe sich allenfalls nur vorstellen, daß Mischungen der Merkmale und Rückschläge daraus hervorgehen könnten, nicht aber solche Alternationen, wie sie Beijerinck beobachtet hat. Die Annahme solcher Mischung der sichtbar werdenden Merkmale, wie sie *Laburnum Adami* in seiner

1) a. a. O., S. 118.

typischen Ausbildung aufweist, wären außerdem nur unter der Voraussetzung denkbar, daß gemeinsame Wirkungen spezifisch verschiedener Chromosomen auch dann möglich sind, wenn sie nicht demselben Zellkern, sondern verschiedenen Zellkernen benachbarter Zellen, angehören. Die Übertragung der hierzu nötigen spezifischen Reize müßte dabei den Plasmodesmen zufallen. Man sollte meinen, daß, wenn so etwas möglich wäre, spezifische Beeinflussungen eines Reises durch die Unterlage öfters vorkommen müßten. Doch ist es tatsächlich nur in ganz vereinzelten Fällen bisher gelungen, die Ausbildung von Plasmodesmen zwischen Reis und Unterlage sicher zu stellen. Man könnte somit immerhin einwenden, daß es der Mangel einer solchen Verbindung sei, der ihre gegenseitige Beeinflussung verhindere. Wenn aber, wie in den von Beijerinck studierten Fällen, der Vegetationskegel eines Sprosses, der bisher zur einen Seite als *Laburnum Adami*, zur anderen als *Laburnum vulgare* sich betätigte, weiter als Ganzes in *Laburnum vulgare* übergeht, oder wenn er als Ganzes erst *Laburnum vulgare*, dann *Cytisus purpureus* ist, oder gar erst *Cytisus purpureus*-Knospen, dann höher hinauf solche von *Laburnum vulgare* und dann wieder von *Cytisus purpureus* erzeugt, so ist dabei mit getrennten *Laburnum vulgare*- und *Cytisus purpureus*-Zellen im Meristem des Vegetationspunktes nicht auszukommen. Denn das, was wir über die Teilungsrichtung der Zellen in den Vegetationspunkten wissen, schließt solche Sprünge und die Auswechselung der Seiten aus. Nur solche Fälle könnten zu jener Vorstellung passen, in welchen ein Sproß sich dauernd in seinen Eigenschaften halbiert zeigt, somit sich so verhält, wie die von Beijerinck beobachteten albicaten Pelargonium-Zweige.

Daher bleibt kaum etwas anderes übrig, als die Annahme, daß die Zellen in den Vegetationspunkten von *Laburnum Adami* solche Kerne führen, welche die Chromosomen von *Laburnum vulgare* und von *Cytisus purpureus* vereinigen, sowie auch die weitere Vorstellung, daß bestimmte Einflüsse sich unter gegebenen Umständen geltend machen, die den Chromosomen der einen oder der anderen Art zur Herrschaft verhelfen.

Besonders ungünstig gestalten sich, nach dem jetzigen Stand unseres Wissens, die theoretischen Möglichkeiten für eine pfropfhybride Deutung des Ursprungs der „*Bizzarria*". Die Erscheinungen, welche dieser merkwüdige Vertreter der Gattung *Citrus* darbietet,

weisen so viel Ähnlichkeiten mit dem Verhalten des *Laburnum Adami* auf, daß man oft schon beiden eine gleiche Entstehungsart zugesprochen hat. Gemeinsam kommen diesen Pflanzen die plötzlichen, unvermittelten Spaltungen der Merkmale an den verschiedenen Auszweigungen des nämlichen Individuums zu, eine Erscheinung, wie sie geschlechtlich erzeugte Bastarde nicht aufzuweisen pflegen. Aus Otto Penzigs Werk über die *Agrumi*[1]) ist die Geschichte der *Bizzarria* in ihren Hauptzügen zu entnehmen. Ich selbst habe einen Aufenthalt in Florenz im letzten Frühjahr dazu benutzt, um einige Quellenstudien über diese Pflanze anzustellen. Zu großem Dank bin ich meinem Kollegen P. Baccarini verpflichtet, der mich nicht nur nach dieser Richtung hin in sehr entgegenkommender Weise unterstützt hat, sondern auch behilflich war, die in Florenz noch vorhandenen Bizzarrien aufzufinden.

Wie in O. Penzigs Werk bereits verzeichnet steht[2]), trat nachweisbar eine *Bizzarria* um das Jahr 1644 im Garten Panciatichi, Torre delli Agli, in Florenz auf und machte bald Aufsehen. Es wurde über sie verbreitet, daß sie dem Geschick eines Gärtners ihre Entstehung verdanke, der es verstanden habe, die Knospen von drei *Citrus*-Arten zu einer einzigen Knospe zu vereinigen. Das regte das Interesse gelehrter Zeitgenossen an und war es der Florentiner Arzt Pietro Nati, der, wie Georges Gallesio[3]) sich später ausdrückte, dem Gärtner das Geständnis des wahren Ursprungs der *Bizzarria* abgewann. Die Pflanze wäre danach, schreibt Gallesio, kein von jenem Gärtner hervorgebrachtes Kunstprodukt gewesen, vielmehr in Wirklichkeit spontan entstanden. Sie sei aus Samen aufgegangen und habe zunächst als Unterlage für eine Veredlung gedient. Glücklicherweise wäre das Edelreis abgestorben und aus der Unterlage seien Wildlinge (sauvageons) hervorgesproßt, welche die merkwürdigen *Bizzarria*-Früchte weiterhin erzeugten. Pietro Nati, schreibt Gallesio, habe eine überaus gelehrte Abhandlung über diese Hybriden veröffentlicht, in welcher er eine sehr eingehende Schilderung von ihnen entwarf. — Ich konnte nun selber das Originalwerk von Nati in Florenz nachschlagen und die in Betracht kommenden Stellen in ihm vergleichen. Das Werk heißt: Petri Nati Florentina phytologica observatio de malo

1) Studi Botanici sugli Agrumi e sulle Piante affini, Annali di Agricoltura, 1887, Seite 112.

2) a. a. O., S. 116.

3) Traité du Citrus, Paris 1811, S. 146.

Limonia citrata-aurantia Florentiae vulgo La Bizzarria. Florentiae MDCLXXIV. Die auf den Ursprung der *Bizzarria* sich beziehende Angabe lautet wörtlich übersetzt in Wirklichkeit so [1]): Der zuverlässige Verwalter jener Pflanzung, die della Torre degli Agli heißt, in der zuerst das Entstehen dieses Baumes beobachtet worden ist, hat seinem erlauchten Herrn mit allem Nachdruck versichert, er habe durch keinerlei Einpfropfen der Fruchtbäume, sondern durch die Einwirkung des Bodens und die Eigenkraft der Natur diesen Baum erzielt. Die langandauernde Beobachtung der Goldfruchtbäume, sowie Überlegung hätten ihm gelehrt, daß aus dem Wulst veralteter Okulierungen durch Ausschlag dieses Gewächs von selbst ans Licht getreten ist. Das werde nur selten beobachtet, da all das, was nicht nur auf Erden, sondern auch im Himmel und im Meer selten ist, erst unter Beistand einer langen Zeit der Ruhe die Ursprünge seines Werdens vollzieht, während das Gemeine, da es eben nur sich leicht einstellende und wenige Mittel verlangt, sehr oft entsteht.

Da Natis Abhandlung wenig Verbreitung fand, und auch heut selten ist, so wiederholten spätere Autoren meist nur die Angaben über die Erzeugung der Bizzarria aus der künstlich vollzogenen Vereinigung heterogener Knospen [2]).

In der Histoire de l'Academie Royal des Sciences in Paris, vom Jahre 1711, wird in einem kleinen Aufsatz: Diverses observations botaniques, unter anderem auch erwähnt [3]), daß man Orangen kenne, welche zugleich Zitronen sind, so zwar, daß eine Anzahl Keile, die sich bis zur Mitte der Frucht fortsetzen, der Orange, andere der Zitrone angehören. Es wird auch hinzugefügt, daß: „M. Homberg à dit que chez M. l'Electeur de Brandenbourg, Grand Père de celui d'aujourd'hui, Prince fort curieux de Jardinage, il a vu des Pommes qui étoient Poires de la même façon". Die Frage wird aufgeworfen, ob solche Gewächse Ergebnisse der Kunst darstellen, für wahrscheinlicher aber erklärt, daß es sich um besondere Arten handle.

Noch interessanter ist mir eine Mitteilung von Chevalier in derselben Histoire de l'Academie Royale des Sciences vom Jahre 1712 [4]) über Früchte, die er im Garten de Saint Martin de Pontoise sah,

---

1) a. a. O., S. 17.

2) Die Literatur hierzu bei O. Penzig, a. a. O., S. 117.

3) S. 74 des ersten Teiles.

4) a. a. O., S. 65 des ersten Teiles.

und die zugleich aus Orange, Zitrone und Limette bestanden. Die Zusammensetzung dieser Früchte sei eine ähnliche gewesen wie jene, über die im Jahre 1711 in der Akademie berichtet worden war. Nur die größten dieser Früchte hätten die Bestandteile aller drei Arten gut abgegrenzt gezeigt.

Im Jahre 1708 veröffentlichte Johann Christoph Volckamer ein Werk: Nürnbergische Hesperides, oder gründliche Beschreibung der edlen Zitronat-, Zitronen, und Pomeranzenfrüchte, wie solche in selbiger und benachbarter Gegend recht mögen eingesetzt, gewartet, erhalten und fortgebracht werden, sammt ausführlicher Erzählung der meisten Sorten, welche in Nürnberg wirklich gewachsen, teils von verschiedenen fremden Orten dahin gebracht wurden. In diesem Werke wird auch: „Von der Pizaria und dero unterschiedlichen Früchten" berichtet. Die Schilderung der aus „Pomerantzen" und Zitronen zusammengesetzten Früchte ist auch zutreffend und von den letzten angegeben, daß sie eine Art Florentiner *Cedrate* seien, so daß daraus hervorgeht, daß die Beschreibung sich auf die Florentiner *Bizzarria* bezieht. Wenn man die Frucht aufschneidet, findet man „dessen gantze Schelffen und hat der Pomarantzen Theil bis an das Marck seine rechte Farbe und gewöhnlich-bitteren Geschmack, auch ist sogar das gedachte Marck daran etwas bitterlich: Der Citronen Theil hat auch seine rechte dicke Schelffen und Geschmack, samt seinen annehmlichen Geruch, indem es eine Art des *Cedrato di florenze* ist; das Marck dieses Citronats oder Citronen Theils ist etwas säuerlich und weiß an der Farb . . . ." Solche Bizzarrien wurden damals in Nürnberg selbst geerntet, außerdem erhielt der Verfasser des Werkes solche auch aus Rom und dem „Gard-See" zugesandt. Er illustriert sie auch auf vier Tafeln, von denen die erste die Besonderheiten der Früchte am besten wiedergibt.

Leider verlor man später den Geschmack an dieser Art Sammlungen, und die hochinteressanten Pflanzen gingen verloren.

Daß die Bizzarrien des Panciatichischen Gartens im Jahre 1783 fortbestanden, ist einem aus dem genannten Jahre stammenden Verzeichnis zu entnehmen, das die in diesem Garten kultivierten Pflanzen aufzählt[1]). Als die vom Garten eingenommene Stelle gibt das Verzeichnis eine La Loggia genannte Besitzung des Marchese Niccolò Panciatichi in der Nähe von Florenz an. Die *Bizzarria* ist, so

1) Veröffentlicht von dem Custoden des Gartens Guiseppe Picciuoli.

berichtet das Verzeichnis[1]), wie allen bekannt, eine zu den Agrumi gehörende Pflanze, die in Vasen kultiviert wird und Blätter trägt, die sowohl der Cedrate als auch der Orange angehören und auch alle Mischungen zwischen beiden zeigen. Dem entsprechend verhalten sich auch ihre Früchte. Vermehrt wird sie durch Pfropfreise und Ableger. Den Ursprung dieser Bizzarrien schreibt der Verfasser des Verzeichnisses den „nozze spurie nel fiore", also einer hybriden Befruchtung zu, wie ihm das der P. Arena mitgeteilt habe, der es auch in seinem Trattato degli Agrumi beschrieb. — Nur um zu kennzeichnen, daß der Verfasser des Verzeichnisses über einige botanische Kenntnisse gebot, füge ich hinzu, daß er dort eine *Leguminose*, die er für neu hält, beschreibt und als *Panciatica purpurea* dem Besitzer des Gartens widmet. Heut figuriert der Genusname *Panciatica Picc.* als Synonym bei *Cadia Forsk*[2]).

In seinem Werke von 1726 über die Geschichte und Kultur der Pflanzen berichtete Paolo Bart. Clavici[3]) über eine *Bizzaria*, die er im Garten Papafava zu Padua gesehen habe, die aus Erschöpfung oder anderen Gründen keine gemischten Früchte mehr, sondern nur noch gewöhnliche Orangen produziert habe. Durch Zurückschneiden der Äste wurde an dieser Pflanze das Austreiben der ruhenden Knospen veranlaßt, und die neuen Zweige kehrten zur Bildung von Bizzarrien zurück. Auch A. Risso[4]) gibt an, daß Bizzarien im Alter öfters aufhören zusammengesetzte Früchte zu erzeugen und nur noch einfache tragen.

Im Jahre 1811 veröffentlichte George Gallesio, der damals Sous-Préfet von Savona war, sein inhaltsreiches Werk: Traité du Citrus. Gallesio besaß selber ein Exemplar der *Bizzarria*, das er eingehend beobachtete und das er mit anderen Exemplaren von *Bizzarria* vergleichen konnte, die sich im Garten Durazzo in Genua befanden. Die *Bizzarria*, berichtet er[5]), ist ein Bigaradier *(Citrus Aurantium L. subspec. amara L.)* oder nach unserer Bezeichnungsweise eine Pomaranze, die aber gleichzeitig Pomaranzen, Zitronen *(Limons)* und florentiner Cedraten *(Cédrates de Florence)*

1) a. a. O., S. 11.

2) Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. III, 3, 1894, S. 187.

3) Istoria e coltura delle piante, Venezia 1726. Dell' Arancia detto la *Bizzaria* handelt das vierte Buch im fünften Teile S. 742.

4) A. Risso et Poiteau, Histoire naturelle des Orangers etc., 1818—1822, S. 109.

5) a. a. O., S. 147.

sowie auch aus diesen Arten gemischte Früchte trage. Dem Gewächs komme die Tracht der Pomeranzenbäumchen zu, während seine Blätter entweder der süßen Orange, d. h. Apfelsine gleichen oder die Gestalt der Pomeranzen- und Apfelsinen-Blätter vereinigen. Manche unter diesen Blättern zeichnen sich durch ihre Länge aus, andere durch ihre Streifung, noch andere durch ihre Muschelform. Die meisten weisen einen geflügelten Stiel auf, wie bei der Apfelsinen-Art. Blüten werden im Frühjahr und im Herbst erzeugt. Sie sind untereinander verschieden, so wie die Blätter. Die Petalen der einen sind inwendig weiß, an der Außenseite rötlich getönt, aus ihnen gehen Cedraten hervor; die Petalen der andern sind größer mattweis gefärbt und erzeugen zusammengesetzte Früchte; noch andere haben eine sehr weiße Corolle und produzieren Pomaranzen; endlich gibt es Blüten ohne Fruchtknoten, die demgemäß abortieren. Die Frucht zeigt dieselben Launen wie das ganze Bäumchen. Einzelne Früchte stellen eine Pomaranze in Gestalt einer Zitrone dar, andere sind aus Zitronen und Pomaranzen gemischt, erscheinen dabei entweder rund oder an ihrem Scheitel warzenförmig; noch andere besitzen eine Rinde wie Pomaranzen und ein Fruchtfleisch wie Cedraten. Auch trägt derselbe Baum Cedraten von verschiedener Form, die in einzelnen Fällen Merkmale der Cedrate und der Pomaranze vereinigen. Endlich sieht man Früchte, die in ihrer äußeren und inneren Zusammensetzung vier annähernd gleiche über Kreuz verteilte Portionen aufweisen, von denen zwei der Zitrone und zwei der Pomaranze angehören, während nebenan eine gewöhnliche Pomaranze sich entwickelt haben kann. Was der Orange an diesem Gewächs angehört, ist stets Pomaranze, was als Cedrate auftritt, deren florentiner Abart. Zu letzterer sei bemerkt, daß diese *Citrus medica florentina* von A. Risso geschildert wird[1]) als ein sehr hübsches Bäumchen, das im Departement des Alpes maritimes bis zu 3½ m Höhe emporwächst und Früchte trägt von hellgelber Farbe, die am Stiel angeschwollen, sich allmählich nach dem Scheitel zu in eine Spitze verjüngen. Sie sind etwas warzig, besitzen eine dicke Rinde und einen lieblichen Duft.

Den Angaben von G. Gallesio[2]) entnehme ich noch einige andere für uns wichtige Daten. Gallesio berichtet, daß man die

1) Mémoire sur l'histoire naturelle des Orangers, Bigaradiers, Limettiers, Cédratiers, Limoniers ou Citroniers, cultivés dans le Departement des Alpes-Maritimes. Ann. du Muséum d'Histoire nat., Paris 1813, Bd. XX, S. 200.

1) a. a. O., S. 148.

Bizzarria durch Pfropfreise zunächst vermehrte, dabei aber gewahr wurde, daß häufig der Reis nur reine Pomaranzen oder Cedraten lieferte. Es gehöre eben auch zu den merkwürdigen Launen dieses Gewächses, schreibt Gallesio, daß es eine Knospe, aus der später Cedraten hervorgehen, in der Achsel eines Orangenblattes bilden kann und daß es umgekehrt in anderen Fällen eine Orangenknospe in der Achsel eines Cedratenblattes erzeugt. Man habe daher, um bei der Vermehrung dieser Pflanze sicher zu gehen, zu Ablegern *(marcotte)* seine Zuflucht genommen.

G. Gallesio spricht sich an verschiedenen Stellen seines Werkes für den sexuellhybriden Ursprung der *Bizzarria* aus[1]) und bestreitet entschieden ihre Entstehung durch Einfluß der Unterlage auf das Edelreis oder aus einer Verwachsung heterogener Knospen[2]). Das Verhalten der *Bizzarria* sieht er als Beweis dafür an, daß sich an Bastarden eine Spaltung der Merkmale vollziehen könne[3]). Übrigens wollte Gallesio auch durch direkten Versuch prüfen, ob ein ähnliches Gewächs wie die *Bizzarria* sich durch Kreuzung der entsprechenden *Citrus*-Arten würde erlangen lassen. Er säte die von solchen Kreuzungen erhaltenen Samen aus[4]) und sah unter den Pflanzen, die sich aus ihnen entwickelten, eine die ohne Dornen war, eine andere, die durch sehr kräftige Belaubung von gewöhnlichen Orangen abwich. Gallesio veröffentlichte sein Werk, bevor diese Pflanzen zur Fruchtbildung gelangten, spätere Mitteilungen von ihm über diesen Gegenstand vermochte ich aber nicht aufzufinden, sie werden auch nirgends zitiert. Zu dem Werke selbst macht Gallesio bei Besprechung seiner Bastardierungsversuche einige Angaben, die eine Nachprüfung verdienen würden. Er behauptet nämlich, daß er aus den Orangenblüten, die er mit Zitronenpollen bestäubte, auch eine Orangenfrucht erhalten habe, deren Rinde vom Stiel bis zum Scheitel von einem gelben vorspringenden Streifen, der die Merkmale einer Zitrone aufwies, durchsetzt war. Im Innern glich die Frucht aber nur der Orange; sie barg nur wenig Samen und zeigte sich schwach ernährt. Die Bestäubung anderer Orangenblüten mit Pollen abweichender Orangenformen, soll anderseits veranlaßt haben, daß an einzelnen Früchten das Perikarp unregelmäßig ausgestaltet war und daß auch solche ab-

1) a. a. O., S. 7, 44, 48, 54.
2) a. a. O., S. 19.
3) a. a. O., S. 54.
4) a. a. O., S. 41.

weichende Fruchtformen auftraten, wie sie als digitati, corniculati, foetiferi, bekannt sind. Derartige Früchte enthielten entweder überhaupt keinen Samen oder nur wenig Samen, der schwächlich entwickelt war[1]).

Das Bild in Englers Pflanzenfamilien[2]), das zwei aus Orange und Cedrate zusammengesetzte *Bizzarria*-Früchte vorführt, ist dem Werk von A. Risso und A. Poiteau, Histoire Naturelle des Orangers, das in den Jahren 1818 bis 1822 veröffentlicht wurde, entnommen[3]). Die Originaltafel stellt die beiden Früchte an einem beblätterten, blühenden Zweige vor; außerdem eine querdurchschnittene Frucht. Das Gesamtbild war zu groß, um in die Pflanzenfamilien Aufnahme finden zu können, daher nur die beiden großen Früchte ihm entlehnt wurden. Risso-Poiteaus Schilderungen des Bäumchens, seiner Blätter, Blüten und Früchte, stimmen mit denen von Gallesio überein. Sie machen anderseits auf die Verschiedenheiten unter den bis dahin beschriebenen Bizzarrien aufmerksam und fügen hinzu, daß es sehr erwünscht sein würde, daß ein Kultivateur sie einmal zusammenbrächte und einem Vergleich unterzöge[4]).

Sie berichten auch, daß La Pipe, Gärtner des Herzogs von Orleans, Regenten von Frankreich während der Minderjährigkeit von Ludwig XV., in Paris eine reiche Sammlung von Orangenbäumen zusammengebracht hätte, in der man auch Bizzarrien sehen konnte, die aus zwei, drei und fünf Arten zusammengesetzt waren.

Wenige Jahre vor dem Erscheinen des 1887 veröffentlichten Penzigschen Werkes über die Agrumi wurde durch Ed. Heckel in Montpellier bekannt gegeben, daß es einem Baumzüchter in Cannes, namens Tardo, gelungen sei, das erneute Auftreten der *Bizzarria* aus der Veredlungsstelle eines Orangenbaumes zu beobachten. Doch in einem an O. Penzig[5]) gerichteten Briefe äußerte Ed. Heckel alsbald selber Zweifel an der Richtigkeit dieser Angabe, die durch eine weitere Prüfung dann auch als unbegründet erwiesen wurde. So auch sind stets alle direkten Versuche in der einst angegebenen oder anderen Weise, auf dem Wege der Veredlung die Bizzarrien

1) a. a. O., S. 41.

2) Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 4. Abt., 1896, *Rutaceae* von A. Engler, S. 201, Fig. 117.

3) a. a. O., Taf. 52.

4) a. a. O., S. 108.

5) a. a. O., S. 118.

wieder zu erzeugen, nur von negativen Resultaten begleitet gewesen [1]).

Auch nach Schilderung von O. Penzig, der seinerzeit die *Bizzarria* eingehend studierte, weisen bereits die vegetativen Teile dieser Pflanze ein auffälliges und abnormes Aussehen auf [2]). Es sei öfters schwer zu beurteilen, schreibt Penzig, ob in der Pflanze die Merkmale der Orange, der Cedrate oder der Zitrone vorherrschen. Auch die Blüten zeigen dieselben Verschiedenheiten. Die einen rein weißen scheinen der Orange anzugehören, andere schwach rosenrot angehauchte, möchte man der Cedrate oder der Zitrone zusprechen. Die Fruchtknoten lassen frühzeitig eine fremdartige Zusammenfügung der Charaktere erkennen. Diese prägen sich während der Fruchtbildung immer mehr aus. Einzelne Abschnitte der Frucht werden als Orange, die anderen als Zitrone; oder die einen als Orange, die anderen als Cedrate ausgebildet; oder alle drei Arten sind in den voneinander oft scharf abgesetzten Teilen einer Frucht vertreten.

Über den Ursprung der florentiner *Bizzaria* sind wir infolge des Umstandes, daß sich der Arzt Pietro Nati rechtzeitig für sie interessierte, annähernd unterrichtet. Das heißt, es läßt sich zum mindesten behaupten, daß die ursprünglichen Erzählungen, diese *Bizzarria* sei aus einer künstlich vorgenommenen Vereinigung von Knospen verschiedener Citrusarten hervorgegangen, den Tatsachen nicht entsprach. Es traten die Früchte vielmehr allem Anschein nach an Trieben auf, die einer Unterlage entsproßten, auf der die Veredlung mißglückt war. Es schlösse das somit die Möglichkeit nicht aus, daß sich auch in diesem Falle dasselbe ereignet habe, was später für *Laburnum Adami* behauptet wurde, nämlich, daß an der Veredlungsstelle, nach erfolgtem Absterben des Edelreises, die vegetative Bildung hybrider Knospen erfolgt sei. Hält man einen solchen Vorgang für möglich, so erscheint er durch die Schilderung, die von dem Ursprung der florentiner Pflanze gegeben wird, somit nicht ausgeschlossen, ja weit eher gestützt. Anders liegt die Sache, wenn man die sämtlichen Angaben, die sich auf Bizzarien beziehen, miteinander vergleicht. Die florentiner *Bizzarria* trägt und trug, wie es scheint, auch früher, nur aus der Pomaranze und der florentiner *Cedrate* zusammengesetzte Früchte. Gallesio hingegen gibt anderseits schon von

1) O. Penzig, Pflanzen-Teratologie, Bd. I, 1890, S. 343.

2) Agrumi, S. 113.

seinen Bizzarrien an, daß in ihre Bildung drei verschiedene *Citrus*-Arten eingehen, nämlich die Pomaranze, die florentiner Cedrate und die Zitrone. Daß ein so gründlicher *Citrus*-Kenner wie Gallesio sich in der Bestimmung der Fruchtanteile seiner Bizzarrien geirrt haben sollte, ist nicht anzunehmen. Zu dieser Angabe gesellen sich dann weiter die Berichte von Chevalier über Bizzarrien, die aus Orange, Zitrone und Limette bestehen, und schließlich sogar Mitteilungen über Früchte in dem Garten des Herzogs von Orleans, die fünf verschiedene Arten der Agrumi in sich vereinigten. Es leuchtet ein, daß die Entstehung derartiger Mischungen auf vegetativem Wege nicht vorstellbar ist. Da für die vegetative Vereinigung diploider Kerne zu einem hybriden Produkt, wie man es für *Laburnum Adami* annahm, schon das Zusammenwirken ganz ungewohnter Bedingungen notwendig gewesen wäre, wie sie sich auf Millionen von Veredlungen nur einmal eingestellt hätten, so muß es doch ausgeschlossen erscheinen, daß derselbe Vorgang für dasselbe Objekt sich zweimal, ja selbst häufiger noch gefügt haben sollte, so, wie es eine aus drei und noch mehr Bestandteilen zusammengesetzte *Bizzarria* verlangen würde. Die Übereinstimmungen im Verhalten der Bizzarrien und der *Laburnum Adami* sind aber, wie aus der hier behandelten Literatur sich ergibt, so bedeutend, daß aller Grund vorliegt, die Gesichtspunkte, die sich für die Beurteilung der Bizzarrien ergeben, auch auf *Laburnum Adami* und andere am nämlichen Stamme spaltende Hybriden anzuwenden. — Während die Vorstellung, daß eine mehrfach zusammengesetzte *Bizzarria* durch vegetative Kernverschmelzungen hätte entstehen können, auf fast unüberwindliche Hindernisse stößt, bietet die Annahme, daß eine solche *Bizzarria* ein zusammengesetzter sexueller Bastard sei, keinerlei Schwierigkeiten. Nur muß man sich mit dem Gedanken vertraut machen, daß auch am Körper eines sexuell entstandenen Bastards derartige Entmischungen der Merkmale, wie sie eine *Bizzarria* und auch die anderen für Pfropfhybride gehaltenen Gewächse zeigen, sich vollziehen könne.

Die Art und Weise wie heut noch die Agrumi in Florenz gezogen werden und auch früher gezogen wurden, mußte sexuelle Kreuzungen unter ihnen begünstigen. Die Pflanzen stehen in großen Töpfen und gelangen im Winter, dichtgedrängt, in ein Gewächshaus. In diesem fangen sie im Frühjahr zu blühen an, bevor sie ins Freie gelangen. In der Orangerie der R. Scuola di Pomologia

in Florenz sah ich alle wichtigsten Formen der Agrumi in der Gestalt meist nur kleinerer Bäumchen vereint. Ebenso war es in dem die Agrumi bergenden Gewächshaus des Boboli-Gartens. Werden nun Samen von Früchten, die unter solchen Bedingungen entstehen, zur Anzucht von Stämmchen benutzt, die Unterlagen für Veredlungen abgeben sollen, so können unter ihnen sehr wohl sich auch Bastarde befinden.

Man sagte mir, daß die *Bizzarria* in Florenz auf der Pomaranze veredelt wird. Alle Bizzarrien, die ich sah, hatten nur geringe Höhe, die kaum einen Meter überstieg. Auf die Beschreibung der Pflanze brauche ich nicht einzugehen, da ich die Angaben von Gallesio und Penzig nur wiederholen könnte. Ich bekam in der R. Scuola di Pomologia, in dem Boboli-Garten und dem botanischen Garten im ganzen etwa zehn Exemplare der *Bizzarria* zu sehen, und es traf sich sehr günstig, daß sie im letzten Frühjahr reichlich fruchteten, so daß ich dank dem Entgegenkommen der Professoren Valvasori und Baccarini eine Anzahl verschieden zusammengesetzter Früchte untersuchen konnte. Wie es für die florentiner *Bizzarria* eben gilt, zeigten alle diese Früchte, soweit zusammengesetzt, nur die beiden Bestandteile der Pomaranze und der Cedrate im wechselnden Verhältnis, außerdem waren es reine Pomaranzen und Cedraten, darunter auch eine Frucht mit Pomaranzenfärbung im Innern und gelber Schale. In allen den zusammengesetzten Früchten, die ich zu sehen bekam, zeigte das Innere die Farbe und den Bau der Cedrate. Doch das war nur Zufall, da alle früheren Beobachter auch zusammengesetzte Früchte dieser Art in Händen hatten, wo die Verschiedenheit der Bestandteile sich in den Fächern bis zur Mitte der Frucht fortsetzte. Im Boboli-Garten erhielt ich eine besonders schöne Frucht, die aus zwei gegenüber liegenden, scharf abgesetzten Teilen ihrer Schale als Pomaranze und dazwischen als Cedrate ausgebildet war. Betrachtete man die Frucht vom Scheitel oder von der Basis aus, so hatte man ein orangerot und zitronengelb gefärbtes Kreuz vor Augen. So glich aus einiger Entfernung diese Frucht einem bunten Kinderball. Der Querschnitt dieser Frucht verriet eine gewisse Zugehörigkeit der Fächer zu den entsprechend gefärbten und ausgestatteten Abschnitten der Schale, doch waren Färbung und Geschmack ihres Fleisches übereinstimmend das der Cedrate. Dem Bau und der Färbung der Schale gemäß verbreitete diese stets den ausgeprägten Duft der Pomaranzen oder der florentiner Cedraten.

Zu meiner großen Freude hatten im Gewächshaus des R. Scuola di Pomologia die Agrumi auch schon zu treiben begonnen, so daß ich mich mit wachsenden Sproßenden von Pomaranzen-, Cedraten- und *Bizzarria*-Bäumchen versorgen konnte. Diese Sproßenden wurden von mir sofort in 96%igem Alkohol fixiert, um das Material für Kernuntersuchungen an den Vegetationspunkten abzugeben. Zugleich legte ich auch verschiedene Entwicklungsstadien von Blütenknospen derselben Pflanzen in 96%igen Alkohol ein.

Die zuerst vorgenommene Untersuchung der Blütenknospen ergab, daß die Pollenmutterzellen acht Chromosomenpaare führen. Am besten ließ sich deren Zählung in der Diakinese ausführen. Die Fig. 61, Taf. VII, zeigt uns ein solches Stadium in einer Pollenmutterzelle der Cedrate. Während des Zeichnens wurde die Einstellung geändert um die Eintragung der sämtlichen an der Kernwand verteilten Chromosomenpaare zu ermöglichen. In Fig. 62 wird uns die Reduktionsspindel einer Pollenmutterzelle der Cedrate in Seitenansicht vorgeführt, wobei gleichzeitig meist drei Kernplattenelemente zu sehen sind. Ebenfalls der Cedrate ist die Fig. 63 entnommen und zwar der rechten Außenseite eines in Tätigkeit befindlichen Sproßvegetationskegels. Der durchschnittliche Durchmesser ruhender Kerne, diese kugelrund gedacht, ließ sich auf etwa 0,003 mm abschätzen. Die Zählungen der Chromosomen in Teilungsstadien bereitete bei der geringen Größe der ganzen Figuren Schwierigkeiten, ließ sich aber doch mit großer Wahrscheinlichkeit auf 16 ermitteln. Den Eindruck dieser Zahl gewinnt man schon aus der Seitenansicht einer Kernspindel, wie eine solche durch unsere Fig. 64 in der Zelle einer jungen Blattanlage vorgeführt wird. Die Zahl der Chromosomen, die man bei medianer Einstellung abzählen kann, beträgt meist 5. Das paßt von Anfang an gut zu der theoretischen Annahme, daß man hier doppelt so viel Chromosomen als Chromosomenpaare in der Pollenmutterzelle zu erwarten habe. — Die Fig. 65, Taf. VII, führt die nämliche Stelle aus dem Vegetationskegel eines Pomaranzensprosses vor, wie wir ihn zuvor für die Cedrate dargestellt hatten. Die ruhenden Kerne sind in diesem Bilde etwas größer, ihr Durchmesser etwa 0,004 mm. Die Seitenansicht einer Kernspindel, wiederum in der Zelle einer Blattanlange gelegen, gleicht der zuvor für die Cedrate gegebenen. — Mit besonderem Interesse sah ich den Bildern aus den Sproßvegetationskegeln der *Bizzarria* entgegen. Wie nun die Fig. 67 lehrt, herrschen in diesen Vegetationskegeln durchaus die

gleichen Verhältnisse, die wir zuvor bei der Cedrate und der Pomaranze angetroffen hatten. Ich habe, um den Vergleich zu erleichtern, genau wieder dieselbe Stelle des Vegetationskegels gezeichnet. Die Größe der ruhenden Kerne hielt die Mitte zwischen jenen der Cedrate und der Pomaranze, ihr durchschnittlicher Durchmesser ließ sich auf etwa 0,0033 mm berechnen. Ein Blick auf die Seitenansicht einer Kernspindel (Fig. 68), auch hier in der Zelle eines jungen Blattes, liefert bereits den Nachweis, daß die Chromosomenzahl der *Bizzarria* keine andere als jene der Cedrate und der Pomaranze ist. Diesem Bild füge ich ein übersichtlicheres zweites, aus einer etwas älteren Blattzelle, mit weniger stark zusammengedrängten Chromosomen in der Kernspindel hinzu und auch ein drittes, aus einer jüngeren Blattanlage, das ein auf die Diakinese folgendes Stadium vorführt und die Zählung der Chromosomen zuläßt. Die Kernspindel war in Bildung begriffen, in schräger Polansicht. Die Einreihung der Chromosomen in die Kernplatte hatte begonnen. Man mußte die Einstellung fortdauernd ändern um alle 16 zu Gesicht zu bekommen und sie in die Figur eintragen zu können. — Daß auch die Vegetationspunkte eines Apfelsinenbaumes sich im Hinblick auf die Chromosomenzahl nicht anders verhalten, lehrt unsere Fig. 71, Taf. VII, die einem treibenden Sproß entnommen wurde, den ich schon im Vorjahr in Bordighera in Alkohol eingelegt hatte. Das Bild stammt von der linken Außenseite des Vegetationskegels und zeigt außer ruhenden Kernen zwei Kerne in Diakinese, in denen man die bei verschiedener Einstellung eingetragenen Chromosomen zählen kann. Auch in den somatischen Kernen der Agrumi sind, wie diese Figur lehrt, die Chromosomen vor ihrer Einreihung in die Kernplatte so kurz, daß sie nicht aneinander, sondern nur an der Kernwandung eine Stütze finden können und damit dasselbe Bild der Diakinese bieten, das man bei der Reduktionsteilung sieht und als charakteristisch für sie erachtete.

Für eingehendes Studium der Teilungsbilder war die Alkoholfixierung nicht ganz geeignet, wozu auch noch erschwerend die geringe Kerngröße hinzukam. Anderseits hatte diese Fixierung das Gute, daß sie keine Quellungserscheinungen in den Kernen veranlaßt hatte und daher den Vergleich ihrer relativen Größe erleichterte.

Somit kann ich auf das bestimmteste behaupten, daß die Zahl der Chromosomen in den Kernen der *Bizzarria* keine andere ist

als in jenen der Cedrate, der Pomaranze und der Apfelsine. Das paßt ohne weiteres zu der Vorstellung, daß die *Bizzarria* ein sexuell erzeugter Bastard ist, während Hilfshypothesen notwendig wären, um diesen Befund mit der Annahme ihres Ursprungs aus vegetativen Kernverschmelzungen in Einklang zu bringen. Diese Hilfshypothesen müßten um so gewagter nunmehr erscheinen, da ich zeigen konnte, daß es zunächst noch an der Berechtigung fehlt, mit autoregulativen Reduktionsteilungen auf diesem Gebiet zu operieren.

Ich halte somit auf Grund meiner Untersuchungen die Bizzarrien für Bastarde von sexuellem Ursprung und zwar im Hinblick auf die Verschiedenheiten in der Zusammensetzung ihrer Früchte, die sich aus der Literatur ergibt, für Bastarde, die wiederholt entstanden sind. Die florentiner *Bizzarria*, die heut noch fortbesteht und durch Edelreise und Ableger erhalten wird, kann nur ein Bastard zwischen Pomaranze und florentiner Cedrate sein. Aus der Befruchtung solcher und anderer einfachen Bastarde durch Pollen anderer Citrusarten mögen die Bizzarrien von komplizierterer Zusammensetzung entstanden sein.

Für das wiederholte Auftreten der Bizzarrien läßt sich aus der Literatur ein sehr bestimmter Beweis schöpfen. Denn von der *Bizzarria*, die Pietro Nati schilderte, steht fest, daß sie um 1644 im Panciatichischen Garten auftrat. Pietro Nati veröffentlichte über sie seine Abhandlung im Jahre 1674. Nun ist aber im Jahre 1646 ein großes, mit zahlreichen Tafeln ausgestattetes Werk des Sienenser Giovanni Battista Ferrari, e societate Jesu, in Rom, unter dem Titel Hesperides sive de malorum aureorum cultura et usu, libri quatuor, sumptibus Hermanni Scheus, erschienen, in welchem auch schon eine *Bizzarria* beschrieben und abgebildet ist[1]). Der Verfasser des Werkes hatte sie aus Neapel zugesandt erhalten; sie wird von ihm als *Aurantium callosum multifidum* bezeichnet. Es wäre recht schwer anzunehmen, daß die um das Jahr 1644 in Florenz entstandene *Bizzarria* Edelreise oder Ableger nach Neapel hätte liefern können, von denen die Ferrarischen Früchte stammten. Denn das Ferrarische Werk trägt die Jahreszahl 1646 und dürfte bei seinen reichen Illustrationen geraume Zeit zu seiner Fertigstellung verlangt haben. Doch was die Hauptsache ist, es stimmt die von Ferrari geschilderte und abgebildete

1) a. a. O., S. 407 u. 411.

Frucht nicht mit den florentiner Bizzarrien überein. Zwar scheint sie auch aus Orange und Cedrate zusammengesetzt zu sein, doch handelt es sich allem Anschein nach bei ihr nicht um die florentiner Cedrate, sondern um eine andere Varietät der Cedrate mit weit dickerer und warzigerer Schale, die dementsprechend auch viel stärker an der *Bizzarria* hinausragt; außerdem ist die Orange, welche diese Kombination einging, jedenfalls auch nicht eine Pomaranze, sondern eine Apfelsine: Sapore jucundo vinosoque temperatum resipit[1]). Also muß der Orangeanteil dieser *Bizzarria*, wie das auch schon A. Risso und A. Poiteau bemerkten[2]), süßen Saft der Apfelsine und nicht sauren wie der Pomaranzenanteil der florentiner Bizzarrien enthalten haben. So läßt sich denn wohl mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit behaupten, daß es sich in der florentiner und der neapolitaner *Bizzarria* um zwei unabhängig voneinander entstandene Mischlinge handelt.

Von nicht geringem Interesse war es mir, aus den Beschreibungen und Abbildungen des Ferrarischen Werkes außerdem eine unmittelbare Anschauung davon zu erhalten, wie groß um das Jahr 1646 bereits die Zahl der Formen war, in denen man die Agrumi in Italien kultivierte.

In O. Penzigs Agrumi wird darauf hingewiesen[3]), daß möglicherweise schon Jovianus Pontanus die *Bizzarria* gekannt habe, und daß sie die fremdartige Mischfrucht gewesen sei, auf die er in seinem Gedichte de hortis Hesperidum, das um 1500[4]) verfaßt wurde, hinweist. Aus der in Betracht kommenden Stelle im II. Buch des Gedichtes[5]) scheint mir aber hervorzugehen, daß die gestreckten Citrusfrüchte, die Pontanus sah und die in ihrer Gestalt an einen Phallus erinnerten, nur eine der merkwürdigen Fruchtformen darstellten, denen man auch heut noch unter den in Florenz kultivierten Citrus-Varietäten begegnet.

Auch O. Penzig äußerte sich in seiner Pflanzen-Teratologie[6]) dahin, daß er in der *Bizzarria* einen Hybriden aus Kreuzbefruchtung

---

1) a. a. O., S. 407.

2) a. a. O., S. 108.

3) a. a. O., S. 116.

4) Nach einer brieflichen Mitteilung von Eberhard Gothein, der sich in seiner Kulturentwicklung Süd-Italiens eingehend mit Pontanus beschäftigt hat.

5) Joannis Joviani Pontani de hortis Hesperidum etc. In der Ausgabe der Gedichte von 1514, die mir vorlag, im II. Bande, S. 153.

6) a. a. O., S. 344.

vermute, während W. O. Focke sie unter die „Pfropfmischlinge" aufnahm[1]).

Im Jahre 1878 konnte ich den Nachweis führen[2]), daß in den Embryosäcken der Citrusarten Adventivkeime aus hineinwuchernden Nucellarzellen entstehen. Ihrer Bildung geht aber die Befruchtung des Eies voraus, das sich seinerseits zu einem geschlechtlich erzeugten Keim entwickelt. In vereinzelten Fällen ist dieser Keim allein vorhanden, meist teilt er den Raum mit den Adventivkeimen. Nur ausnahmsweise sind Adventivkeime allein da[3]). Aus den geschilderten Erscheinungen, an die ich zu erinnern hatte, geht hervor, daß die Adventivkeimbildung die geschlechtliche Kreuzung bei Citrusarten nicht ausschließt, daß vielmehr ein Keim im Samen diesen Ursprung hat. Also auch, wenn die Citrusarten, wie anzunehmen ist, schon zur Zeit der Entstehung der Bizzarrien polyembryonal waren, konnte das eine geschlechtliche Entstehung dieser Pflanzen nicht verhindern.

Die von mir untersuchten *Bizzarria*-Früchte enthielten nur wenig Samen. Manche unter ihnen waren völlig steril. Weit fertiler fand ich die an den *Bizzarria*-Bäumchen erwachsenen reinen Orangen. Reine Cedraten bekam ich nicht zu sehen. Die Samen aus den gemischten Früchten, die ich untersuchte, konnten polyembryonal sein oder auch nur einen Keim führen. So auch die Samen aus den rein entwickelten Orangen. Im botanischen Garten zu Florenz befindet sich eine ganze Anzahl junger Pflanzen, die Prof. Baccarini aus Samen von Bizzarrien erhielt. Es dürfte aber noch manches Jahr vergehen, bevor diese Pflanzen die Fruchtreife erlangen.

Figuren-Erklärung.

Sämtliche Figuren nach Mikrotomschnitten.

Die Erbsen- und *Cytisus*-Wurzeln wurden mit Chromosmiumessigsäure, die anderen Objekte mit Alkohol fixiert. Als Färbungsmittel für alle Präparate diente Eisenhämatoxylin.

Die Figuren 1—42 stellen Zellen mit Kernen, beziehungsweise letztere allein, aus chloralisierten Wurzeln der Erbse dar. Die Figuren 26 und 27 entstammen Wurzeln, die 35 Stunden nach der Chloralisierung fixiert wurden, alle anderen solchen Wurzeln,

1) Die Pflanzen-Mischlinge, 1881, S. 522.

2) Über Polyembryonie, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XII, 1878, S. 654.

3) a. a. O., S. 656.

die nach 27 Stunden in das Fixativ gelangten. Die schwächer vergrößerten Figuren wurden bei 400facher, die stärker vergrößerten, mit Ausnahme von 38b und 39b, bei 1600facher Vergrößerung mit der Camera gezeichnet. Die Figuren 38b und 39b stellte ich bei noch stärkerer Vergrößerung aus freier Hand her. Nur die Figuren 7—17 sind Querschnitten durch Wurzeln entnommen, alle anderen nach Längsschnitten durch Wurzeln dargestellt, deren Scheitel in dem mikroskopischen Bilde vom Beobachter abgewendet war. — Es handelt sich im allgemeinen in den Figuren um Zellen des Periblems oder des Pleroms; im einzelnen gebe ich diesen ihren Ursprung, als belanglos in der Figurenerklärung nicht an; wo es nötig erschien, ist er schon im Text verzeichnet worden. Dort sind auch alle eingehenden Angaben über die einzelnen Figuren zu vergleichen.

Tafel V.

Fig. 1—4. Kernspindeln, davon 4 diploid, die anderen syndiploid. Die Fig. 3 aus dem Plerom, nur etwa drei Zellen vom Vegetationspunkt entfernt.

Fig. 5. Beginn des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen.

Fig. 6. Ein weiteres Stadium des Auseinanderweichens des Tochterchromosomen.

Fig. 7—15. Diploide Kernplatten in Polansicht.

Fig. 16—18. Syndiploide Kernplatten in Polansicht.

Fig. 19—21. Trennung der Anlagen während der Anaphase, Ausschaltung von Kernteilen.

Tafel VI.

Fig. 22—36. Verschiedene Beispiele von Störungen in den Zellanordnungen, der Beseitigung einzelner Protoplasten und von Lückenbildung im Gewebe. Die Figuren 24 und 25 sind der Streckungszone, die anderen jüngeren Wurzelteilen entnommen, die Fig. 33 der Vegetationsspitze selbst. Die mit a und b bezeichneten Figuren gehören zusammen und stellt b eine stärker vergrößerte Zelle aus a dar.

Tafel VII.

Fig. 37—39. Chromosomen, bezw. Chromosomenabschnitte aus aufeinander folgenden Stadien der Prophasen in den Wurzelspitzen.

Fig. 40. Einzelne Chromosomen aus einer annähernd fertiggestellten Kernplatte.

Fig. 41 u. 42. Knäuelstadium, welches die Aneinanderfolge der Chromosomen zeigt.

Die Figuren 43—60 beziehen sich auf *Laburnum vulgare, Cytisus purpureus* und *Laburnum Adami.*

Fig. 43. Eine Zellgruppe am Rande des Sproß-Vegetationskegels von *Laburnum vulgare.* Diese Figur wäre nach rechts zu neigen.

Fig. 44a u. b. Eine Zelle aus dem Sproß-Vegetationskegel von *Laburnum vulgare,* in der fünften Schicht von oben. Derselbe Kern bei verschiedenen Einstellungen.

Fig. 45a u. b. Eine Zelle aus der obersten Schicht des Sproß-Vegetationskegels von *Laburnum vulgare;* derselbe Kern in a bei oberster, in b bei mittlerer, in c bei tiefster Einstellung.

Fig. 46 u. 47. Kernspindeln aus dem älteren, bezw. jüngsten Teile des Sproßscheitels von *Laburnum vulgare.*

Fig. 48. Zellen der äußersten Zellschicht einer jungen Blattanlage, die eine Zelle in ein Haar auswachsend, von *Laburnum vulgare.*

Fig. 49. Eine Zellgruppe aus der Oberfläche eines Sproß-Vegetationskegels von *Cytisus purpureus.* Müßte ganz schwach nach links geneigt sein.

Fig. 50a u. b. Eine Zelle aus der Wandung einer Antherenanlage von *Cytisus purpureus*. In a und b derselbe Kern bei verschiedenen Einstellungen.

Fig. 51. Partie aus der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels von *Laburnum Adami*. Eine Zelle mit Kernspindel. Wäre stark nach rechts zu neigen.

Fig. 52a u. b. Eine Zelle aus einem etwas älteren Teile des Sproßscheitels von *Laburnum Adami*. In a und b derselbe Kern bei verschiedenen Einstellungen.

Fig. 53a u. b. Eine Pollenmutterzelle von *Laburnum vulgare* in Diakinese, bei verschiedenen Einstellungen.

Fig. 54. Eine Periblemzelle des Wurzelscheitels von *Laburnum vulgare*.

Fig. 55. Eine ältere Haubenzelle der Wurzel von *Laburnum vulgare*.

Fig. 56. Eine alte Haubenzelle der Wurzel von *Laburnum vulgare*.

Fig. 57. Eine Kernspindel aus dem Vegetationskegel der Wurzel von *Laburnum vulgare* aus nächster Nähe des Vegetationspunktes.

Fig. 58. Eine Kernplatte in Polansicht aus einer Wurzelspitze von *Cytisus purpureus*, die eine Stunde lang mit $1^1/_2$ %iger Chloralhydratlösung behandelt und dann nach 27 Stunden fixiert wurde.

Fig. 59. Kernplatte aus einer ebensolchen Wurzelspitze wie in Fig. 58 in schräger Ansicht.

Fig. 60. Kernspindel im Beginn des Auseinanderweichens der Tochterchromsomen aus einer ebensolchen Wurzelspitze wie die beiden vorhergehenden.

Die Figuren 61—71 beziehen sich auf Cedrate, Pomaranze, Apfelsine und *Bizzarria*.

Fig. 61. Eine Pollenmutterzelle der Cedrate mit Diakinese im Reduktionskern.

Fig. 62. Eine Pollenmutterzelle der Cedrate mit Reduktionsspindel.

Fig. 63. Partie von der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels der Cedrate. Wäre schwach nach rechts zu neigen.

Fig. 64. Kernspindel in der Zelle einer jungen Blattanlage der Cedrate.

Fig. 65. Partie von der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels der Pomaranze. Wäre schwach nach rechts zu neigen.

Fig. 66. Kernspindel in der Zelle einer jungen Blattanlage der Pomaranze.

Fig. 67. Partie von der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels der *Bizzaria*. Wäre stark nach links zu neigen.

Fig. 68. Differenzierung der Spindel und Kernplatte in der Zelle einer jungen Blattanlage der *Bizzarria*.

Fig. 69. Fertige Kernspindel einer ebensolchen Zelle wie in Fig. 68.

Fig. 70. Kernspindel in einer älteren Zelle einer Blattanlage der *Bizzarria*.

Fig. 71. Partie von der Außenseite eines Sproß-Vegetationskegels der Apfelsine. Wäre stark nach rechts zu neigen.

Über
Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluss äusserer und innerer Faktoren.

Von

M. Nordhausen.

Die Untersuchungen, über die in den folgenden Zeilen berichtet werden soll, gingen von der Frage aus, welchen Einfluß Verletzungen der Hauptwurzel auf die Richtung und das Wachstum der Seitenwurzeln ausüben. Vor allem war der Fall ins Auge gefaßt worden, die Wurzel einseitig zu verwunden bezw. ihres Spitzenteiles zu berauben. Neue sich anschließende Probleme brachten aber eine nicht unwesentliche Veränderung und Erweiterung der behandelten Materie mit sich, so daß schließlich eine Reihe von Einzelstudien entstanden, die trotz äußerer Selbständigkeit ihren inneren Zusammenhang untereinander nicht verleugnen dürften. In diesem Sinne wurde die Frage des Ersatzes der Hauptwurzel durch die Seitenwurzel behandelt, ferner der Einfluß von Wassermangel und traumatischen Einflüssen studiert, sowie der Versuch gemacht, den von Noll festgestellten Einfluß von Wurzelkrümmungen auf das Wachstum der Nebenwurzeln unserem Verständnis näher zu bringen.

I. Der Ersatz der Hauptwurzel durch die Seitenwurzeln.

Durch die Entfernung eines Teiles der Hauptwurzel werden bekanntlich in der Pflanze Wachstumsprozesse ausgelöst, die auf einen Ersatz des Verlorenen hinzielen. Unsere Kenntnisse über diesen Gegenstand basieren auf Beobachtungen, die namentlich aus allerjüngster Zeit stammen und deren nicht unbeträchtliche Zahl[1])

---

1) Th. Ciesielski S. 21, K. Prantl, J. Sachs I, S. 622, Ch. u. Fr. Darwin S. 159, G. Lopriore I, II, A. Boirivant, S. Simon, W. F. Bruck, B. Němec VI, G. Stingl S. 219.

sich wohl aus dem Umstande erklärt, daß Wurzeln, speziell die von Keimpflanzen, zu den günstigsten Objekten für das Studium der jetzt besonders im Vordergrunde des Interesses stehenden Regenerationserscheinungen gehören. Auch die folgenden Untersuchungen bewegen sich in diesen Bahnen und sollen im speziellen einen Beitrag zur Frage nach der Ersatzreaktion seitens der Nebenwurzeln bieten.

1. Die Abhängigkeit der Ersatzreaktion von der Beschaffenheit der Wurzel und Größe des entfernten Spitzenteiles.

Der Ersatz der Hauptwurzel vollzieht sich nach den vorliegenden Beobachtungen, je nachdem ein kleineres oder größeres Stück der Wurzel entfernt wird, in verschiedener Weise. Wird nach Simon (S. 140) $^1/_2$—$^3/_4$ mm von der Wurzelspitze beseitigt, so tritt „direkte“ Regeneration ein, d. h. es kommt zu einem vollständigen Ersatz des Fehlenden, indem sich sämtliche Gewebe des Zentralzylinders an der Ersatztätigkeit beteiligen. Ein ähnliches Resultat, sog. „partielle“ Regeneration, wird erzielt, wenn die Hauptwurzel um ein etwas größeres Stück bis zu ca. 1 mm dekapitiert wird, nur mit dem Unterschiede, daß die Ersatztätigkeit von einem der Hauptsache nach durch Auswachsen des Perikambiums entstehenden Ringwall ausgeht, wobei gelegentlich statt eines deren mehrere Ersatzvegetationspunkte gebildet werden können. In allen übrigen Fällen, wo mehr als ca. 1 mm entfernt wird, tritt, sofern überhaupt eine Reaktion erfolgt, eine Nebenwurzel an Stelle der Hauptwurzel. Hier haben unsere Untersuchungen anzuknüpfen.

Abgesehen von vereinzelten Angaben älterer Autoren haben sich mit dieser Aufgabe bereits Boirivant und neuerdings Bruck genauer beschäftigt. Die Arbeit des ersteren, die gleichzeitig die anatomischen Verhältnisse berücksichtigt und von Bruck eingehend gewürdigt worden ist, kann allerdings ihrer ungenügend präzisierten Versuchsbedingungen wegen nur geringes Interesse beanspruchen[1]). Dagegen werde ich auf die Untersuchungen Brucks, die nebenbei

1) Aus den Abbildungen und dem Text der Boirivantschen Arbeit geht hervor, daß z. T. unzweckmäßige Wachstumsbedingungen, wie z. B. Wasserkulturen angewandt wurden. Es kann daher nicht überraschen, daß seine Beobachtungen sich mit denen Brucks und meinen eigenen meist nicht in Einklang bringen lassen, ganz zu schweigen von einigen, selbst allgemeinen Erfahrungssätzen widersprechenden Angaben, die auch schon Bruck mit Recht moniert hat.

bemerkt zu einer Zeit veröffentlicht wurden, als der größte Teil dieses Abschnittes im Experiment abgeschlossen war, näher einzugehen haben, da sich in einigen Punkten nicht unwesentliche Differenzen zwischen unseren Resultaten herausstellten. An der Hand meiner eigenen Beobachtungen sollen diese im einzelnen näher erörtert werden.

Die von mir angewandte Versuchsmethodik unterscheidet sich kaum wesentlich von der Brucks. Die Verstümmelung der Wurzel geschah mittels eines scharfen Rasiermessers. Benutzt wurden junge Keimpflanzen und zwar in erster Linie von *Lupinus albus* und *Vicia Faba*[1]); *Pisum*, *Phaseolus*, *Helianthus* und *Zea Mays* dienten nebenher zur Ergänzung. Die angequollenen Samen wurden sowohl vor als auch während des Experimentes ausschließlich in feingesiebter Gartenerde kultiviert. Es muß dies deshalb besonders betont werden, als hierdurch vielleicht meine durchschnittlich besseren Reaktionserfolge gegenüber Bruck ihre Erklärung finden. Wenig günstige Erfahrungen habe ich mit Kulturen in Wassser, dampfgesättigter Luft und Sägespänen gemacht. Keiner besonderen Erwähnung bedarf es, daß der individuellen Ungleichartigkeit, wie sie bekanntlich Keimwurzeln eigen ist, durch Wiederholung eines jeden Versuchs mit einer außergewöhnlich großen Zahl von Pflanzen Rechnung getragen werden mußte.

Als Maßstab des Regenerationserfolges diente abgesehen von der meist größeren Stärke und Wachstumsintensität der Ersatzwurzeln in erster Linie die Ablenkung der Nebenwurzeln aus ihrer Normalrichtung. Da es mir darauf ankam, nicht nur in qualitativer, sondern auch in quantitativer Hinsicht einen Vergleich der Ersatzreaktion anzustellen, wurden auch Winkelmessungen vorgenommen, deren Ausführung mittels eines Transporteurs in ähnlicher Weise und unter gleichen Vorsichtsmaßregeln wie bei Bruck (S. 17) erfolgte. Zu beachten war dabei, daß, wie schon Sachs I (S. 620) angibt, die geotropischen Grenzwinkel mit der Entfernung von der Hauptwurzelbasis sich verkleinern, sowie an dieser selbst meist einige Besonderheiten aufweisen. Einer störenden Einwirkung äußerer Faktoren wurde durch möglichste Konstanz des Wassergehalts des Bodens sowie der Temperatur vorgebeugt. Ein direkter Einfluß des Lichtes auf die Wurzel war schon durch die Versuchsanordnung ausgeschlossen.

Die Resultate bestätigten zunächst die Beobachtung Brucks, daß meist sehr vollkommener und ergiebiger Ersatz stattfindet, sobald nicht mehr als ein Teil der ca. 1 cm langen Wachstumszone entfernt wird. Für gewöhnlich sind es mehrere (2—7) Nebenwurzeln, die neben- und übereinander angeordnet sich erheblich steiler zum Horizont einstellen und zwar um so mehr, je näher sie sich der Wunde befinden. Direkt an der Wunde bezw. aus der Wundfläche selbst hervorbrechende Seitenwurzeln stellen sich meist vollkommen vertikal ein, so daß nicht selten „direkte" Regeneration vorgetäuscht wird[2]). Bisweilen sind die Ersatzwurzeln, namentlich von *Vicia Faba* verbändert. Die abgelenkten Wurzeln sind auf eine Zone von

1) Bruck arbeitete vorzugsweise mit dieser Pflanze.

2) Gelegentlich können sich die Ersatzwurzeln über die Vertikale hinaus krümmen.

ca. $1/2$—$3/4$ cm, bei *Vicia* dagegen nur auf wenige mm verteilt. In der Nähe der Wunde stehen sie gedrängter als sonst und zeichnen sich durch größere Dicke und Länge aus. Da Anlagen in der Wachstumszone ursprünglich nicht vorhanden waren, so handelt es sich hier meist um vollständige Neubildungen.

Durchschnittlich von denen Brucks abweichende Resultate ergab die zweite Gruppe von Versuchen, wo über die Wachstumszone hinaus dekapitiert worden war. Bruck hatte folgendes gefunden: ganz gleichgültig, ob viel oder wenig von der Hauptwurzel entfernt wird, tritt bei ca. 70 % der Pflanzen überhaupt keine Ersatzreaktion ein. Bei den übrigen 30 % wachsen die Seitenwurzeln selbst in der Nähe der Wunde anfänglich in normaler Richtung weiter, krümmen sich jedoch später allmählich oder plötzlich abwärts, so daß ihre Spitzen Winkel von 40—10° mit dem Lot bilden, ja selbst die Vertikale vollständig erreichen. An der Reaktion ist innerhalb der einzelnen Orthostiche höchstens nur die der Wunde zunächst gelegene Nebenwurzel beteiligt, äußerst selten tritt noch eine weitere, darüber befindliche hinzu.

Um den Unterschied in dem Verhalten der inner- bezw. außerhalb der Wachstumszone dekapitierten Wurzeln verständlich zu machen, stellt ferner Bruck (S. 23) den Satz auf, „daß gleichzeitig mit der Anlage einer Nebenwurzel unter normalen Bedingungen, schon bei den ersten Zellteilungen die den Seitenwurzeln inhärente geotropische Induktion erfolgt“, die durch anderweitige Eingriffe (Dekapitieren) gar nicht oder nur schwer umgestimmt werden kann. Da innerhalb der wachsenden Zone solche Anlagen noch nicht vorhanden sind, soll hier die Umstimmung durch Dekapitation in gleichem Maße erfolgreich sein, als sie oberhalb dieser Zone mehr oder weniger ausbleibt. — Nach meinen Erfahrungen ist dieser Satz schon mit Rücksicht darauf, daß Nebenwurzelanlagen sich anatomisch-mikroskopisch meist erst im Abstande von ca. 3—4 cm von der Spitze nachweisen lassen, viel zu eng gefaßt und nur soviel dürfte von ihm zu Recht bestehen, daß die Umstimmung der Anlagen um so leichter vor sich geht, je jünger sie sind. Die eigenen Beobachtungen Brucks beweisen übrigens, daß selbst ältere Anlagen noch reaktionsfähig sind.

Bruck (S. 19) betont ausdrücklich, daß es für den Reaktionserfolg gleichgültig ist, wie viel von der Wurzel entfernt wird. Vom teleologischen Gesichtspunkte aus muß dies zunächst überraschen. Nehmen wir z. B. eine Pflanze, deren Keimwurzel auf ca. 1 cm

verkürzt ist, so würde dem angegebenen Zahlenverhältnis entsprechend eine Änderung in der Wachstumsrichtung der Seitenwurzeln meist nicht erfolgen. Diese würden also annähernd horizontal, flach unter der Erdoberfläche entlang wachsen und nur in höchst unvollkommener Weise ihrer Funktion nachgehen können. Ja es ist anzunehmen, daß selbst, wenn späterhin Nebenwurzeln zweiter Ordnung gebildet würden, die ganze Operation von der Pflanze kaum überstanden wird. Tatsächlich lehren meine Beobachtungen aber, daß die Angaben Brucks nur einen Spezialfall umfassen. Wird nämlich die Hauptwurzel über ein gewisses Maß hinaus verkürzt, so nimmt die Ersatztätigkeit an Intensität nicht unbeträchtlich zu, ebenso wie jüngere Wurzeln sich reaktionsfähiger erweisen als ältere. Die Verhältnisse liegen somit etwas komplizierter, aber auch zweckentsprechender, als es nach Bruck scheinen möchte. Einige Beispiele mögen dies speziell für *Lupinus* unter gleichzeitiger Berücksichtigung von *Vicia Faba* erläutern, wobei im voraus bemerkt sei, daß beide Pflanzen sich im Prinzip gleich verhalten, die letztere jedoch in ihrem Reaktionsvermögen durchschnittlich hinter *Lupinus* zurückbleibt.

a) Angenommen, es werde eine längere Lupinenwurzel von ca. 9—12 cm Länge, deren Seitenwurzeln noch nicht hervorgebrochen, jedoch am basalen Ende bereits als kleine Kuppen erkennbar sind, um ein Stück von 1, 2, 3, 4 oder 5 cm verkürzt, so tritt in analoger Weise, wie Bruck angibt, überall die gleiche Wirkung ein, d. h. einesteils erfolgt Ersatz, anderenteils bleibt er vollständig aus[1]). Für *Lupinus* lautet das entsprechende Zahlenverhältnis 70 : 30, für *Vicia* gelten übereinstimmend mit Bruck die reziproken Werte 30 : 70. Die Ersatzwurzeln, deren Zahl durchschnittlich, wenn vorhanden, 1—4, event. bis zu 6, jedenfalls mehr als Bruck angibt, betragen kann, stehen sowohl neben- als übereinander und zeigen die verschiedensten Neigungswinkel zum Lot, nicht selten unter Annahme vollständiger Vertikalstellung. Die stärkst geneigten Wurzeln stehen wiederum der Wunde am nächsten; jedoch kann bei schwacher Reaktion das äußerste Wurzelende bisweilen ganz frei von Neben- bezw. Ersatzwurzeln bleiben. Plötzliche Richtungsänderungen, wie sie Bruck als Regel anführt, sah ich nur selten, vielmehr erfolgte die Ablenkung in meist gleichförmigem, sanftem Bogen.

---

1) Gelegentlich finden sich in der Nähe der Wunde etwas kräftigere, jedoch nicht abgelenkte Nebenwurzeln.

Sobald die Hauptwurzel auf weniger als 3—4 cm — letztere Zahl gilt speziell für *Vicia* — verkürzt wird, ändert sich das Bild. Die Zahl der nicht reagierenden Individuen wird allmählich immer kleiner, schließlich verschwinden diese ganz. Auch die Reaktion selbst wird stärker, besonders hinsichtlich der Größe der von einzelnen Ersatzwurzeln erreichten Ablenkungswinkel. Einige weitere Besonderheiten sollen später erörtert werden. Bleibt von der Hauptwurzel nur noch ein Stumpf von weniger als 1/2 cm übrig, so beginnt die Reaktion wohl infolge von Wachstumsstörungen wieder undeutlich zu werden[1]).

b) Zum Vergleich mit dem vorstehenden mögen kürzere Wurzeln von ca. 6—7 cm Länge (5—6 cm für *Vicia Faba*) dienen. Werden sie um ca. 1—2 cm verkürzt, so zeigt sich zunächst dieselbe Wirkung wie unter gleichen Verhältnissen bei a, d. h. ein Teil der Individuen reagiert, der andere bleibt passiv; die letzteren machen jedoch nur noch ca. 10 % des benutzten Materials aus. Die Reaktionsfähigkeit ist also im Vergleich zu den älteren Wurzeln durchschnittlich größer geworden; sie wächst aber noch bedeutend, sobald die Verkürzung auf weniger als 4—3 cm gesunken ist[2]). Mit ganz seltenen Ausnahmen reagieren schließlich sämtliche Pflanzen. Die Ablenkungswinkel werden steiler, die Vertikale wird häufig von mehreren Ersatzwurzeln gleichzeitig erreicht. Die Zahl der abgelenkten Nebenwurzeln nimmt überhaupt zu, so daß bei einer Verkürzung auf 3—2 cm und darunter schließlich sämtliche Seitenwurzeln erheblich steiler zum Horizont stehen als normal.

c) Werden zu den Versuchen Wurzeln von geringerer Länge als ca. 5 cm verwandt, so ist ein Unterschied zwischen Dekapitation inner- bezw. außerhalb der wachstumsfähigen Zone meist nicht mehr festzustellen. Die Reaktion tritt stets ein und zwar in bezug

---

1) Es sei daran erinnert, daß die Nebenwurzeln von *Vicia* in vier bis sechs, die von *Lupinus* in zwei Reihen stehen (vgl S. 596, Anm. 1). Bei letzterer kommen jedoch an der Hauptwurzelbasis noch zwei weitere, kreuzweise zu den ersteren orientierte Reihen hinzu. Diese „Extrawurzeln“, wie sie kurz benannt seien, gelangen an intakten Pflanzen nur selten und in geringer Zahl, bei stärkerer Dekapitation jedoch in größerer Menge zur Ausbildung, so daß hierdurch die Zahl der Ersatzwurzeln noch obendrein erhöht wird. Sie sind denselben Ablenkungsgesetzen wie die übrigen Nebenwurzeln unterworfen, nur haben sie von vornherein mit ca. 45° einen kleineren Normal-Grenzwinkel als jene mit ca. 70—90°, so daß sie zum Ersatz besonders prädestiniert erscheinen.

2) Es braucht kaum hervorgehoben werden, daß sämtliche Zahlenangaben nur Annäherungswerte bedeuten, die individuellen Schwankungen unterworfen sind.

auf Größe der Ablenkungswinkel und Zahl der reagierenden Nebenwurzeln in maximaler Form.

Die Reaktionen der auf 1,5—2 cm verkürzten jüngeren und älteren Keimwurzeln zeigen neben einigen gemeinsamen Zügen einige deutliche Unterschiede. Während in beiden Fällen sämtliche Nebenwurzeln stark gefördert sind[1]), fällt bei dem Typus b und c die Reaktion weit intensiver aus. Nicht nur, daß hier die Nebenwurzeln überhaupt an Zahl erheblich zugenommen haben[2]), sind diese sämtlich selbst an der Grenze des Hypokotyls schon um mindestens 45—50° abgelenkt. Nach der Wunde zu wird der geotropische Grenzwinkel allmählich immer noch kleiner, bis schließlich daselbst die Vertikale vollständig erreicht wird. Nicht selten brechen Ersatzwurzeln direkt aus der Wunde hervor und stellen sich in die Verlängerung der Hauptachse.

Bei dem Typus a ist unter sonst gleichen Verhältnissen zwischen älteren und jüngeren Nebenwurzeln genauer zu unterscheiden. Letztere finden sich hauptsächlich in nächster Nähe der Wunde, seltener weiter oben und sind nachträglich angelegt oder aus ruhenden Anlagen, wie sie an der Basis der intakten Keimwurzel sich stets nachweisen lassen, hervorgegangen. Entsprechend ihrer geringen Zahl ist allerdings der korrelative Zuwachs an Nebenwurzeln somit nur unerheblich, im Gegensatz zu dem Typus b u. c, wo im übrigen die Verhältnisse ähnlich lagen, nur daß die Altersunterschiede der Nebenwurzeln sich mehr oder minder verwischten. Diese jüngeren Nebenwurzeln stellen sich, so weit sie in größerer Nähe der Wunde vorkommen, sehr steil bis vertikal abwärts oder wenn sie direkt aus der Wundfläche hervorbrechen, direkt in die Verlängerung der Hauptachse[3]). Die älteren, bereits längeren Nebenwurzeln können häufig auch sämtlich, allerdings nur in ganz geringem Maße steiler gerichtet sein. Stärker abgelenkt sind sie aber ebenfalls nur direkt an der Wunde, ohne jedoch jemals die Vertikale zu erreichen. Die eigentliche Ersatzreaktion im engeren

---

1) Die Förderung der Ersatzwurzeln im engeren Sinne tritt dementsprechend, namentlich im Anfang, wenig hervor. Übrigens zeigt auch der Wurzelstumpf korrelativ verstärktes Dickenwachstum.

2) Diese korrelative Zunahme der Nebenwurzel erfolgt übrigens schon bei wesentlich geringerer Verkürzung der Hauptwurzel.

3) Vielleicht als Folge der Konkurrenz der übrigen Ersatzwurzeln stellen sie bisweilen ihr Wachstum nachträglich wieder ein.

Sinne konzentriert sich daher im Gegensatz zum Typus b u. c nur auf ein kleines wenige mm langes Stück des Hauptwurzelstumpfes.

Es sei erwähnt, daß Boirivant (S. 317) durch Dekapitation eine Ablenkung von bereits ausgewachsenen Nebenwurzeln beobachtet haben will, eine Möglichkeit, die ich nicht ohne weiteres bestreiten möchte. Gleichzeitig spricht er von Neubildungen von Ersatzwurzeln, die aus der Wunde hervorbrechen. Beides zeigt, daß er hauptsächlich mit sehr stark verkürzten Wurzeln gearbeitet zu haben scheint. Vielleicht erklärt sich hieraus auch die Differenz zwischen seinen und den Beobachtungen Brucks, der offenbar nur längere, relativ wenig verkürzte Wurzeln benutzt hat.

Zusammengefaßt ergeben unsere Beobachtungen somit folgendes Bild. Die Ersatztätigkeit ist maximal, sobald bei der Dekapitation ein Stück der Wachstumszone übrig bleibt. Wird ein größeres Stück der Hauptwurzel entfernt, ganz gleichgültig ob viel oder wenig, so sinkt der Erfolg auf ein Minimum, sofern noch ein längeres Stück der Hauptwurzel bestehen bleibt. Die Reaktion steigt allmählich zu einem zweiten Maximum an, sobald der Wurzelstumpf über ein gewisses Maß hinaus verkleinert wird. Unter gleichen Bedingungen reagieren jüngere Wurzeln stets intensiver als ältere, so daß bei Zusammentreffen optimaler Bedingungen die oben genannten Abstufungen zugunsten einer stets eintretenden, sehr intensiven Ersatztätigkeit zurücktreten.

Es erscheint hiernach teleologisch betrachtet einigermaßen begreiflich, daß unter Umständen eine Ersatzreaktion ganz unterbleibt, sobald nämlich durch die Länge des Wurzelstumpfes die Ausbildung einer genügenden Zahl von Nebenwurzeln gewährleistet ist, zumal die weiter unten stehenden bekanntlich ihrer steileren Normalstellung zum Horizont wegen so wie so tiefer in den Erdboden gelangen. Während aber bei der Dekapitation innerhalb der Wachstumszone die Reaktionsfähigkeit, offenbar als Folge des jugendlichen Charakters der Gewebe lokal eine größere ist, wird bei sehr starker Verkürzung der Hauptwurzel der Erfolg einem besonders intensiven, inneren Reizimpuls zugeschrieben werden müssen [1]). Die in letzterem Falle für den Ersatz in Betracht kommenden Nebenwurzelanlagen sind ihres vorgerückten Alters wegen allerdings nicht mehr so reaktionsfähig, wie in jungen Stadien, trotz der gegenteiligen Angaben

1) Die nur nebensächliche Mitwirkung eines äußeren Faktors, nämlich eine Erschwerung der Wasserzufuhr, soll später erörtert werden, vgl. S. 591.

Brucks bleiben sie indessen zu recht erheblichen Richtungsänderungen befähigt (s. Boirivant a. a. O.). Das ganze Reaktionsvermögen der Wurzeln wird überhaupt von Bruck viel zu niedrig eintaxiert, sowohl in bezug auf Zahl der Ersatzwurzeln als auch Länge der „Reaktionszone", wie der Kürze wegen die Strecke benannt sei, auf der von der Wunde aus noch Ersatzwurzeln angetroffen werden. In einzelnen Fällen betrug sie allerdings nur wenige mm, meist jedoch $^1/_2$—$^3/_4$ cm, in besonders günstigen Fällen aber bekanntlich bis zu 3 cm.

Bruck hat den Versuch gemacht, die Maximalgrenze der Reaktionszone dadurch zu bestimmen, daß er den Wurzelstumpf mehr oder minder hoch hinauf eingipste, um nachzuprüfen, wann oberhalb des Verbandes noch Ablenkung der Nebenwurzeln eintritt. Die gefundenen Maximalwerte von 3—3,3 cm geben indessen eine ganz unzutreffende Vorstellung, insofern, als mit dem Gipsverbande, wie später noch auszuführen sein wird, ein ganz neuer Faktor in Wirksamkeit tritt. Übrigens ging Bruck bei diesen Versuchen von der unhaltbaren Annahme einer Fortleitung des „Verwundungsreizes" aus (S. 26 a. a. O.), vgl. S. 584.

2. Das geo- und autotropische Verhalten der Ersatzwurzeln.

Die Ursache der Richtungsänderung, der die Nebenwurzeln in Ausübung der Ersatztätigkeit unterworfen sind, wird in der Literatur in gleicher Weise wie für entgipfelte Sprosse auf eine Änderung ihrer geotropischen Eigenschaften zurückgeführt (vgl. Pfeffer II, S. 612). Näher untersucht scheint diese Frage indessen nur für Wurzeln zu sein. So findet sich bei Czapek I (S. 1253), allerdings ohne speziellere Angaben, die Notiz, daß auf dem Klinostaten ein Ersatz der Hauptwurzel ausbleibt. Offenbar ohne Kenntnis hiervon hat auch Bruck (S. 22) Klinostatenversuche mit eben solchem negativen Resultat angestellt[1]). Eine Nachprüfung dieser Angaben lieferte mir jedoch ein wesentlich anderes Ergebnis, so daß es nötig wurde, die Frage nach den Ursachen der Richtungsänderung etwas eingehender zu behandeln.

a. Klinostatenversuche. Unzweideutig konnte ich feststellen, daß überall, wo nach früheren Erfahrungen eine Reaktion überhaupt zu erwarten war, trotz Ausschaltung einseitiger Schwerkraftswirkung auf dem Klinostaten, mehr oder minder ergiebige Ersatztätigkeit seitens der Nebenwurzeln, d. h. Einstellung in die Richtung der Hauptachse stattfand. Diese verlief in ähnlicher Weise wie unter normalen Verhältnissen; sie fiel jedoch unregel-

1) Die „echte" Regeneration der Wurzelspitze geht nach Simon (S. 126) auf dem Klinostaten in normaler Weise vor sich.

mäßiger und durchschnittlich etwas geringer aus. Die besten Erfolge wurden, wie zu erwarten war, mit Wurzeln erzielt, die innerhalb der Wachstumszone dekapitiert worden waren. Eine vollständige Parallelstellung der Ersatzwurzeln zur Hauptachse trat hier ferner auch zeitweilig bei stärkerer Dekapitation sehr häufig ein; dagegen blieb die Reaktionszone kürzer als sonst. In der Nähe der Wunde waren die Nebenwurzeln häufig gefördert, auch wenn eine Ablenkung fehlte.

Mit Rücksicht auf die angedeuteten Widersprüche wurde auf die Versuchsmethodik besondere Sorgfalt verwandt. Die Pflanzen gelangten sofort nach der Operation in Erde und wurden bei paralleler Stellung der Hauptwurzel zur Drehungsachse auf dem großen Pfefferschen Klinostaten mit 18—20 Min. Umdrehungsgeschwindigkeit rotiert[1]). Der Mißerfolg Brucks beruht offenbar darauf, daß er die Wurzeln auf dem Klinostaten in feuchter Luft hielt (a. a. O., S. 32). Die negativen Resultate, die ich unter gleichen Umständen ebenfalls erzielte, scheinen vor allem auf einem hydrotropischen Einfluß der feuchten Wandungen des Glaszylinders zu beruhen. Die Angaben Czapeks konnten mangels genauerer Präzisierung der Versuchsbedingungen nicht kontrolliert werden.

Meine Versuche lehren jedenfalls in einwandsfreier Weise, daß die Richtungsänderung der Ersatzwurzeln unabhängig von ihrem Geotropismus durch innere Richtkräfte, d. h. durch eine Änderung ihrer autotropischen Eigenschaften hervorgerufen werden kann. Der geringere Reaktionserfolg gegenüber normal kultivierten Pflanzen spricht aber auch für eine Mitwirkung des Geotropismus, die allerdings auf Grund der definitiven Stellung der Ersatzwurzeln zum Lot keines weiteren Beweises bedarf. Das Verhältnis beider Ursachen wird noch deutlicher durch

b) Versuche mit Änderungen der Orientierung der Wurzeln zur Schwerkraftsrichtung, wobei Autotropismus und Geotropismus in verschiedener Richtung wirken. Dies gilt z. B. für die inverse Lage. Sachs I (S. 622) hat bereits festgestellt, daß in diesem Falle die Nebenwurzeln in der Nähe der Wundfläche sich im Gegensatz zu den übrigen steil abwärts bis fast zur Vertikalstellung krümmen, was zunächst nur die Bedeutung des Geotropismus beweist. Die Einstellung in die neue Gleichgewichtslage kann aber nach meinen Beobachtungen sehr verschieden schnell erfolgen. Bei den gewöhnlichen Nebenwurzeln geschieht dies so frühzeitig, daß sie bereits ziemlich genau in der neuen Richtung aus der Mutterwurzel hervorbrechen. Die auch hier geförderten

1) Es wurden mit *Lupinus, Vicia Faba, Helianthus* und *Pisum* im ganzen 150 erfolgreiche Versuche angestellt, denen nur 22 Versuche Brucks gegenüberstehen.

Ersatzwurzeln dagegen gelangen bald schneller, bald langsamer durch Abwärtskrümmung in ihre definitive Stellung. Direkt an der Wunde richten sie sich aber bei intensiver Reaktion anfänglich meist unter Verkleinerung ihres ursprünglichen Neigungswinkels zur Hauptachse mit ihrer Spitze zenithwärts, ja erreichen dabei sogar nicht selten die Vertikale, um späterhin im Bogen steil abwärts weiter zu wachsen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Erscheinung nur durch den Antagonismus zwischen Eigenrichtung und Geotropismus hervorgerufen wird. Aus inneren Ursachen sind die Ersatzwurzeln bestrebt, sich in die Verlängerung der Hauptachse einzustellen, während ihr Geotropismus sie in entgegengesetzter Richtung abzulenken sucht. Ähnlich wie unter gewöhnlichen Verhältnissen sind die inneren Richtkräfte jedoch nur anfänglich wirksam (vgl. Pfeffer II, S. 597), während der Geotropismus späterhin ausschließlich die Richtung bestimmt. Von der Individualität der einzelnen Pflanze bezw. Wurzel hängt es dann ab, welche der beiden Richtkräfte beim Hervorbrechen der Ersatzwurzeln die Überhand gewinnt; vielfach scheinen sie sich die Wage zu halten, da ich Ersatzwurzeln beobachtete, die zunächst ein Stück horizontal fortwuchsen und sich erst später abwärts bogen, während unter gleichen Bedingungen in der Normalstellung die Krümmung sofort einsetzte.

Abgesehen von gewissen Komplikationen liegen die Verhältnisse ähnlich, wenn dekapitierte Keimwurzeln horizontal gelegt werden. Bruck (S. 28) hat derartige Versuche ausgeführt, ihnen jedoch eine offenbar unrichtige Deutung gegeben. Er brachte Wurzeln, die innerhalb der Zuwachszone dekapitiert worden waren, einesteils sofort nach der Operation, anderenteils, nachdem sie vorher in normaler, aufrechter Stellung solange verweilt hatten, bis Ersatzwurzeln gebildet waren, in die Horizontallage. Im letzten Falle kehrten die Ersatzwurzeln sehr schnell wieder in ihre typische Vertikalrichtung abwärts zurück; im ersteren Falle dagegen wuchsen die später aus der Wunde hervortretenden „Ersatzwurzeln" annähernd horizontal weiter, d. h. sie verhielten sich „wie Nebenwurzeln unter normalen Bedingungen". Seine Erklärung basiert auf dem bei Horizontalstellung der Hauptachse zu beobachtenden Verhalten der Nebenwurzeln, wie es zuerst von Sachs I (S. 624), zuletzt von Schober an intakten Pflanzen genau studiert worden ist, aber auch für dekapitierte Wurzeln Gültigkeit besitzt. Während nämlich die der Oberseite sehr schnell ihren geotropischen Grenzwinkel erreichen, kehren die vertikal abwärts gerichteten Seitenwurzeln der Unterseite nur sehr langsam und unvollkommen, bisweilen sogar überhaupt nicht in die plagiotrope Normalstellung zurück. Nach Brucks Ansicht übernehmen die letzteren somit in ihrer Gesamtheit die Funktion der Hauptwurzel und machen bei Verlust des Vegetationspunktes der letzteren einen Ersatz überflüssig. Dementsprechend sollen die aus der Wunde hervortretenden jüngsten Seitenwurzeln in normaler Richtung, d. h. plagiotrop weiterwachsen, sofern nicht durch vorhergehende, aufrechte Stellung der Hauptachse ihr positiver Geotropismus und somit ihre Eigenschaft als Ersatzwurzel bereits fixiert war.

Bruck sucht diese Erklärung durch einen dritten Versuch zu stützen. Intakte Keimwurzeln wurden zur Hemmung des Wachstums an ihren Spitzen eingegipst und solange in horizontaler Lage in Erde belassen, bis Nebenwurzeln gebildet waren. Wurde nunmehr der Gipsverband entfernt und die Pflanzen in derselben Anordnung weiter kultiviert, so wuchsen die Hauptwurzeln „zunächst horizontal und gingen dann mit dem Lote einen Winkel ein, der dem der Nebenwurzel spezifischen entspricht" (S. 30 a. a. O.). Hier sollten die abwärts wachsenden Nebenwurzeln der Unterseite gewissermaßen die Hauptwurzel selbst überflüssig gemacht haben, so daß diese den geotropischen Charakter normaler Nebenwurzeln annahm. — Leider hat Bruck bei diesem letzten Erklärungsversuch die Beobachtung Němecs (I, S. 244) unberücksichtigt gelassen, daß Wurzelspitzen, die einige Zeit im Gipsverbande gelegen haben, wohl wachstumsfähig bleiben, jedoch ihr geotropisches Perzeptionsvermögen zeitweilig einbüßen. Die Hauptwurzel mußte demnach ihrer Lage entsprechend zunächst horizontal weiter wachsen, hätte sich aber zweifellos mit der Wiederkehr der geotropischen Sensibilität später allmählich abwärts gekrümmt.

Hat somit der letzte Fall mit unserer Frage nichts zu schaffen, so handelt es sich bei den Versuchen mit dekapitierten Wurzeln nach den bekannten Erfahrungen um das Spiel und Gegenspiel von Autotropismus und Geotropismus der Ersatzwurzeln. Haben diese bereits eine gewisse Länge erreicht, so gewinnt der letztere vollkommen die Oberhand, gleichgültig ob die Hauptachse vorher vertikal gestanden hatte oder nicht. In den ersten Entwicklungsstadien hatte dagegen die veränderte Eigenrichtung den Ausschlag gegeben. Bei meinen eigenen Versuchen, die ich mit Lupinenwurzeln[1]) ausführte, die um $^1/_2$—5 cm verkürzt worden waren, hatten sich die Ersatzwurzeln nicht nur geotropisch abwärts gekrümmt, sondern waren auch gleichzeitig unter dem Einfluß innerer Richtkräfte bald mehr, bald minder der Verlängerung der Hauptachse zugebogen. Das letztere konnte unter Umständen so weit gehen, daß dicht an der Wunde bezw. aus der Wundfläche selbst hervorbrechende Ersatzwurzeln sich tatsächlich in die Verlängerung der Hauptachse, also horizontal einstellten, wie dies Bruck richtig beschrieben, jedoch falsch gedeutet hat.

Inwieweit die Ersatztätigkeit dekapitierter Nebenwurzeln erster Ordnung durch solche zweiter Ordnung von autotropischen Regulationen beeinflußt wird, habe ich nicht untersucht. Daß Ersatz dieser Art überhaupt stattfindet, hat bereits Noll II (S. 388), allerdings unter bestimmten Voraussetzungen festgestellt. Bruck (S. 31) konnte auf Grund von Klinostatenversuchen wiederum nur eine Wirkung des Geotropismus konstatieren. Seine Versuche sind aber zu dürftig (vgl. a. a. O., S. 32, Anmerk. 1) und leiden wiederum an dem bekannten Fehler, so daß die Frage nicht als gelöst betrachtet werden kann. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist aber anzunehmen, daß nicht nur hier, sondern auch an oberirdischen Sprossen innere Richtkräfte bei derartigen Regenerationserscheinungen eine mitwirkende Rolle spielen (vgl. Pfeffer II, S. 612).

Zusammenfassend sei nochmals festgestellt, daß die Richtungsänderungen der Ersatzwurzeln auf auto- und geotropischen Regulationen beruhen, von denen die letzteren die endgültige Wachstumsrichtung bestimmen[2]).

---

1) Die Pflanzen wurden derart orientiert, daß die Nebenwurzelreihen bald auf den Flanken, bald oben bezw. unten standen.

2) Hierdurch erklärt es sich wohl auch, daß bei normaler Stellung der Hauptachse die Ersatzwurzeln sich gelegentlich im Anfang über die Vertikale hinaus krümmen können, wie es auf S. 559, Anmerk. 1 festgestellt wurde.

3. Von den Ursachen der Regeneration[1]).

Es war bisher gezeigt worden, in welcher Weise der Verlauf des Regenerationsprozesses durch innere Faktoren beherrscht wird. Nunmehr soll der Versuch gemacht werden, die Faktoren etwas näher zu präzisieren, die mit der Dekapitation der Wurzelspitze in Wirksamkeit treten und im speziellen die Ersatztätigkeit auslösen. Es wird damit ein Gebiet berührt, dessen Studium schon seit längerer Zeit von den verschiedensten Seiten in Angriff genommen ist. Die bisher vorliegenden Resultate differieren allerdings entsprechend der Heterogenität des Beobachtungsmaterials ziemlich erheblich; sie stimmen jedoch in dem einen sehr wichtigen Punkte überein, daß nämlich der Nachdruck überall weniger auf eine Wirkung von Wundreizen, als auf die Bedeutung von Korrelationsvorgängen im weitesten Sinne zu legen ist.

A. Die Bedeutung der Ernährung und spezifischer Hemmungsreize.

Allgemein findet man in der Literatur dort, wo nach den Ursachen der Regeneration geforscht wird, in erster Linie die Bedeutung der Ernährung berücksichtigt. Mit der Entfernung eines der intensivsten Verbrauchspunkte plastischen Materials, wie es z. B. in unserem Falle der Hauptvegetationspunkt der Wurzel darstellt, wird naturgemäß ein Teil des Nährmaterials disponibel und kommt tatsächlich, wie das meist stärkere Wachstum der Ersatzwurzeln zeigt, auch den Ersatzorganen zugute[2]). Damit ist nun allerdings die Frage, ob in der besseren Ernährung die primäre Ursache der Regeneration zu sehen ist, noch nicht erledigt. In der Literatur wird diese Frage seit Sachs (III, S. 527, II, 281)[3]) in verschiedenem Sinne beantwortet. Während von neueren Untersuchern, z. B. Goebel (III, S. 420; V, 227) in seinen Bryophyllumstudien den

1) Die Bezeichnung Regeneration wird von mir hier in dem allgemeinen Sinne für jedwede Ersatztätigkeit gebraucht, vgl. Morgan, S. 24; Goebel II, S. 36. Im engeren Sinne handelt es sich im Gegensatz zur „echten“ Regeneration (Restitution, Küster, S. 8) um Reproduktionsvorgänge (Pfeffer II, S. 204).

2) Bei sehr starker Verkürzung der Wurzel kann auch der Sproß daran partizipieren, was sich durch besonders kräftiges Wachstum desselben kundtut. In bezug auf eine gleiche Wirkung, hervorgerufen durch Wachstumshemmung, vergleiche man Köhler, S. 35. Den umgekehrten Fall, d. h. Entfernung des Sproßgipfels und beschleunigtes Wachstum der Wurzel nach vorübergehender Hemmung zitiert Hering, S. 139, nach Untersuchungen Stones.

3) Vgl. auch Darwin, S. 160.

Stoffwechselvorgängen besondere Bedeutung zuerkennt, nimmt z. B. McCallum auf Grund seiner Untersuchungen an *Phaseolus* in diesem Punkte eine ablehnende Haltung ein. Němec VI, S. 232 weist ihnen bei der echten Regeneration der Wurzelspitze, die er durch seitliche Einschnitte in das Meristem des Vegetationspunktes erzielte, zum Teil die Rolle einer formalen Bedingung an.

Zweifellos spielt auch bei der Ersatztätigkeit der Seitenwurzeln nach meinen Erfahrungen die Ernährungsfrage nur eine untergeordnete Rolle. Die Anstauung des ausschließlich aus den Reservevorräten des Samens stammenden Nährmaterials am dekapitierten Wurzelende muß sich in jedem Falle vollziehen, sobald nicht die allgemeinen Lebensfunktionen gestört sind. Die Verschiedenheiten im Verlaufe der Regeneration, das Auftreten bezw. Fehlen einer Ersatzreaktion unter sonst vollkommen gleichartigen Bedingungen, wie es im ersten Abschnitt beschrieben wurde, kann unmöglich hierdurch erklärt werden. In der Nahrungszufuhr nach dem Wurzelende kann es ferner praktisch kaum einen Unterschied ausmachen, ob von einer längeren Keimwurzel ein Stück von $^3/_4$ oder $1\,^1/_2$ cm entfernt wird. Selbst wenn im ersteren Falle von vornherein eine größere Reaktionsfähigkeit angenommen wird, bliebe es doch unverständlich, warum hier maximaler Ersatz eintritt, während im zweiten Falle 30 oder gar 70% der Wurzeln sich passiv verhalten. Das Alter der Nebenwurzelanlagen kann ebenfalls nicht so wesentlich ins Gewicht fallen, da selbst an viel älteren Stellen noch recht erhebliche Ablenkung erfolgt[1]).

Überhaupt ist zu berücksichtigen, daß Ablenkung und Wachstumsförderung der Nebenwurzeln sich nicht immer decken. Sowohl Ablenkung ohne Förderung als auch Förderung ohne Ablenkung sind zu beobachten. Letzteres tritt z. B. regelmäßig ein, sobald die Hauptwurzel über ein gewisses Maß hinaus verkürzt wird, so daß dann nicht nur die Ersatzwurzeln, sondern auch ein großer Teil der übrigen Nebenwurzeln besonders kräftiges Wachstum zeigen (vgl. S. 563,). Dieses Maß liegt erheblich höher als das, welches nach früheren Erfahrungen Steilerstellung sämtlicher Seitenwurzeln zur Folge hat; für mittlere Lupinenwurzeln konnte ich ca. 5—6 cm als Maximallänge des Wurzelstumpfes feststellen. Daß

---

1) Der Versuch, durch Entfernung der Kotyledonen eine Reduktion der Nahrungszufuhr zu bewirken, wurde nicht ausgeführt. Jedenfalls erzielte McCallum (S. 105) hierdurch bei den Axillarknospen von *Phaseolus* den gleichen positiven Erfolg, wie auch auf tierphysiologischem Gebiete analoge Erfahrungen vorliegen, (Morgan S. 28).

übrigens die Wachstumsförderung der Nebenwurzeln schlechthin, auch ohne Ablenkung, eine zweckmäßige Ersatzreaktion darstellt, bedarf keiner weiteren Erörterung. Schließlich sei daran erinnert, daß bei sehr starker Verkürzung der Keimwurzel die am meisten abgelenkten Ersatzwurzeln direkt an der Wunde häufig zum mindesten im Anfang im Wachstum sogar gehemmt waren, was vermutlich auf eine Wirkung des Wundreizes bezw. der Konkurrenz der übrigen Nebenwurzeln zurückzuführen ist.

Mit der geringen Bedeutung der Ernährungsfrage stehen einige weitere Versuchsergebnisse in Einklang, die noch in anderer Hinsicht nicht unwichtig erscheinen. Werden an einer intakten Keimwurzel vor Ausbildung der Seitenwurzeln die Leitbahnen des Zentralzylinders durch eine seitlich angebrachte Verletzung teilweise unterbrochen oder gestört, so tritt auf der Wundseite, meist dicht oberhalb der Wunde an einer oder selbst mehreren Nebenwurzeln Abwärtskrümmung bis selbst zur völligen Vertikalstellung ein[1]). Eine Wachstumshemmung der Hauptwurzel selbst fand abgesehen von speziellen Ausnahmen nicht statt, was mit Rücksicht auf spätere Ausführungen besonders hervorgehoben sei. Die abgelenkten Seitenwurzeln behielten auch späterhin ihre neue Wachstumsrichtung bei, nur ganz selten kehrten sie früher oder später plötzlich wieder in die Normalstellung zurück. Im allgemeinen hatte also eine inhärente Induktion des betreffenden Vegetationspunktes stattgefunden.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hier um eine partielle Ersatzreaktion handelt, die von der Fortnahme oder selbst Inaktivierung des zu ersetzenden Organs völlig unabhängig ist. Eine Unterbrechung der Leitbahnen löst bekanntlich häufig Regenerationsvorgänge aus (vgl. u. a. McCallum, S. 252). Die Wirkung der bekannten Ringelung der Rinde, ferner von Knickungen bezw. Quetschungen, wie sie Elfving (S. 492) und Darwin (S. 159) an Sproßachsen bezw. Wurzeln beobachtet haben, sind in diesem Sinne zu deuten. Entsprechend zeigen in unserem Falle die begleitenden Nebenumstände große Ähnlichkeit mit den bei vollständiger Dekapitation beobachteten. Die Ersatzwurzeln sind häufig, wenn auch nicht immer gefördert. In geringem Ab-

1) In korrelativem Zusammenhang damit steht, daß häufig dicht unterhalb der Wunde die Nebenwurzeln selten anzutreffen sind und in extremen Fällen sogar auf längeren Strecken fehlen.

stande der Wundstelle vom Wurzelhals können bei stärkeren Eingriffen sämtliche Nebenwurzeln oberhalb der Wunde dichter gestellt und kräftiger ausgebildet sein, ohne jedoch, mit Ausnahme der eigentlichen Ersatzwurzeln, ihre Normalrichtung notwendigerweise verändert zu haben. Die Reaktion folgt im übrigen in bezug auf Alter und Lage der Wundstelle den bekannten Regeln, bleibt jedoch an älteren Stellen ganz aus, wenn die Wunde nicht besonders groß war. Innerhalb der Wachstumszone ist der Erfolg etwas unregelmäßig, doch wenn vorhanden, stets maximal. — Die zu den Versuchen notwendigen Wunden wurden in Form von Quereinschnitten oder Nadelstichen angebracht, die ihrer scharfen Abgrenzung wegen die stets erfolgende, mikroskopische Kontrolle über die Abmessung der Wunde sehr erleichterten. Dabei zeigte es sich, daß eine Reaktion noch dann eintreten konnte, wenn selbst nur wenige Zellen des Zentralzylinders getroffen worden waren; sie fehlte, wenn letzterer intakt blieb.

Wie schon erwähnt, konnte Němec (VI, S. 13) durch seitliche Einschnitte in das Meristem der äußersten Wurzelspitze bis zu 1 mm Abstand Neubildung eines Vegetationspunktes oberhalb der Wunde hervorrufen. Durch mannigfache Versuchsvariationen hat er (VI, S. 236) ferner versucht, die Gewebe näher zu präzisieren, deren Unterbrechung für den Erfolg von ausschlaggebender Bedeutung ist, und diese Eigenschaft im Perikambium verwirklicht gefunden. Naturgemäß kann dieser Schluß in Anbetracht der großen Verschiedenheit der Gewebe auf unseren Fall nicht ohne weiteres Anwendung finden; betreffs der geringen Bedeutung der Rinde besteht indessen schon Übereinstimmung.

Um die Frage nach der Bedeutung der einzelnen Gewebepartien innerhalb des Zentralzylinders für unseren Fall weiter zu verfolgen, sind allerdings die Wurzeln mit mehrstrahligem Bau nicht geeignet, da Phloem und Xylem selbst durch kleine Wunden meist gleichzeitig verletzt werden. Dagegen gestatten die diarchen Lupinenwurzeln, soweit sie noch nicht sekundär verdickt sind, einige Modifikationen des Versuchs. Der Zentralzylinder von *Lupinus albus* zeigt noch mehr als die äußere Peripherie der ganzen Wurzel auf dem Querschnitt die Form einer gestreckten Ellipse, deren Schmalseiten von dem Xylem, deren Langseiten von dem Phloem eingenommen werden. Die Mitte wird von einem, namentlich im Basalteil ziemlich mächtigen Markgewebe ausgefüllt. Mit einiger Übung gelingt es nun, durch seitliche Quereinschnitte oder Stich-

wunden Phloem und Xylem unabhängig voneinander zu verletzen. Man kann sogar durch einen senkrecht zur Längsachse geführten Stich mittels einer feinen Glasnadel beide Phloem- oder beide Xylemteile günstigenfalls gleichzeitig durchbohren, vorausgesetzt, daß das Mark an der betreffenden Stelle einen nicht zu kleinen Raum einnimmt[1]). Naturgemäß erweist sich bei mikroskopisch-anatomischer Nachprüfung, wie sie stets erfolgte, nur ein Bruchteil der Versuche als einwandsfrei und brauchbar.

Zunächst könnte man geneigt sein, die Frage nach der Bedeutung des Phloems bezw. Xylems in bezug auf unser Problem insofern als überflüssig zu betrachten, als Vöchting (S. 87) durch Ringelung an sekundär verdickten Wurzeln der Pappel usw. Wurzel- bezw. Sproßbildung am apikalen bezw. basalen Pol festgestellt, also die Frage bereits zugunsten des Phloems entschieden hat. Wenn auch aus seiner Darstellung nicht hervorgeht, daß als Hauptcharakteristikum der Ersatzbildung im engeren Sinne eine Richtungsänderung der betreffenden Ersatzwurzeln eingetreten war, so bestätigen doch meine Versuche einesteils seine Angaben, indem eine Verletzung des Phloems Ersatzbildung hervorrufen konnte, wenn sie besonders kräftig ausgefallen war. Wichtiger jedoch ist, daß auch ein- oder beiderseitige Verwundung oder selbst geringfügige Störung der Xylemelemente allein genügten, um innerhalb derselben Orthostiche oberhalb der Wunde Ersatztätigkeit auszulösen. Häufig waren dabei außer einigen jugendlichen Primärgefäßen nur wenige Zellen verletzt, so daß wichtige Stoffleitungsbahnen keinesfalls in irgendwie erheblichem Maße zerstört waren. Es beweist dies, daß auch unabhängig von Ernährungsstörungen die Aufhebung der Kontinuität gewisser Zellreihen den Anstoß zur Regeneration geben kann. Eine Funktionsstörung der Wasserleitungsbahnen kommt dabei insofern nicht in Betracht, als an jüngeren Wundstellen, z. B. an der oberen Grenze der Wachstumszone, Gefäße noch nicht differenziert bezw. fertig ausgebildet waren[2]). Hauptsächlich kann es sich also nur um lebende Zellen anderer Art handeln. Diese näher zu bestimmen war allerdings nicht durchführbar, möglicherweise wirkt auch das den Xylemstreifen vorgelagerte Perikambium mit. Eine

---

1) In Anbetracht der schon erwähnten anatomischen „Anomalien" empfiehlt es sich nicht, die Wunde zu nahe an das Hypokotyl heranzurücken.

2) Wakker (S. 99) glaubt das Austreiben der Blattknospen von *Bryophyllum calycinum* auf Störungen der Wasserbewegung in den Leitbahnen zurückführen zu müssen. Vgl. die Gegenäußerung Goebels III (S. 418).

bevorzugte Rolle kann das letztere allerdings nicht spielen, wie die weniger erfolgreichen Verwundungsversuche des Phloems beweisen.

Um das gleiche Ziel zu erreichen, müssen, wie schon angedeutet, die Verletzungen des Phloems wesentlich größer sein. Einseitige oder zwei opponiert stehende, kleinere Wunden bleiben meist wirkungslos[1]). Erst bei erheblichen Störungen tritt auch hier, und dann unter Umständen sehr kräftiger Ersatz ein und zwar beiderseits oder nur auf der Seite, die der Wunde am nächsten gelegen ist. Unter Umständen war gleichzeitig die Unterbrechung der Nährstoffzufuhr nicht unbedeutend, so daß die Hauptwurzelspitze im Wachstum mehr oder minder gehemmt sein konnte[2]). Da aber eine Wachstumshemmung des Hauptvegetationspunktes, wie noch später auszuführen sein wird, ebenfalls eine Ersatzreaktion auszulösen vermag, so ist hier eine definitive Entscheidung in bezug auf die Ursachen nicht immer leicht zu treffen. Jedenfalls sind einzelne der früher angeführten Nebenerscheinungen sicher auf eine Anstauung des Nahrungsstromes zurückzuführen, ebenso wie ich es für wahrscheinlich halte, daß die Ersatzreaktion durch bessere Ernährung begünstigt wird. Als ziemlich feststehend betrachte ich aber auch die Bedeutung des Zusammenhanges von Phloemelementen, die nicht in direktem Dienste der Stoffleitung stehen, auch schon mit Rücksicht auf die bei vollständiger Dekapitation gemachten Erfahrungen.

Die nach dem vorstehenden besonders wichtige Bedeutung der Kontinuität der Xylemstränge für die Regeneration ist mit Rücksicht auf die Hauptfunktion des Wurzelsystems teleologisch leicht verständlich. In diesem Verhalten der Wurzeln braucht aber keineswegs ein Gegensatz zu dem der Sprosse gesehen zu werden, für die bekanntlich nach Hanstein und Vöchting die Kontinuität des Phloems ausschlaggebend ist; denn der Versuch, ausschließlich durch Unterbrechung des Xylems unter Vermeidung der durch Wassermangel gleichzeitig hervorgerufenen Störungen Organersatz hervorzurufen, ist meines Wissens bisher noch nicht gemacht worden.

---

1) Dies näher zu verfolgen, hatte ich bei den im Abschnitt III ausgeführten Versuchen hinreichend Gelegenheit (vgl. S. 603 Anm.).

2) Unterhalb einer solchen Wunde kann eventuell die Nebenwurzelbildung selbst auf größere Strecken unterbrochen sein. Dies braucht jedoch nicht notwendigerweise immer auf Ernährungsstörungen zu beruhen; vielmehr dürfte eine Korrelativwirkung der oberhalb der Wunde stehenden Ersatzwurzeln vorliegen, denn ähnliches läßt sich, wenn auch in geringem Grade beobachten, sobald das Xylem allein schwach verletzt wird.

Überhaupt erscheint es mir vorläufig noch zweifelhaft, ob die Einheit des Organismus durch die Kontinuität eines der beiden Teile, Phloem oder Xylem allein aufrecht erhalten werden kann. Die Argumente Erreras (S. 128), der diese Fähigkeit für das Xylem von *Picea excelsa* in Anspruch nimmt, sind nicht als beweisend zu betrachten. Wenn dieser Autor durch Ringelung des Stammgipfels im Gegensatz zu den bekannten Erfahrungen keine Ersatzreaktion der Seitenzweige erzielte, so braucht dem nur der gleichfalls negative Erfolg einer vollständigen Dekapitation der Wurzelspitze, wie er nach unseren Erfahrungen gar nicht so selten ist, gegenübergestellt zu werden. Beides beweist nur, daß die Reaktions- bezw. Regenerationsfähigkeit noch von anderen Bedingungen abhängt, die erst im einzelnen Falle festgestellt werden müssen.

Indem ich somit aus meinen Versuchen den Schluß ziehe, daß die Ernährung als primäre Ursache der Regeneration nicht wesentlich in Betracht kommt und die Unterbrechung gewisser Zellreihen des Zentralzylinders z. T. jedenfalls im Sinne einer Ernährungsstörung nicht gedeutet werden kann, möchte ich mich dem von McCallum (S. 261) und Errera (S. 132, 133) fast gleichzeitig ausgesprochenen Gedankengange anschließen, daß nämlich unter normalen Verhältnissen die zwischen Haupt- und Seitentrieben bestehenden Korrelationen bis zu einem gewissen Grade auf spezifische Hemmungsreize zurückzuführen sind, die in unserem speziellen Falle durch die oben genannten Zellbahnen vermittelt werden[1]). Eine Unterbrechung solcher Bahnen, die nach McCallum (S. 253, 254) auch durch lokale Anästhesie (Äther) hervorgerufen werden kann, würde den Fortfall dieser Hemmung und somit die Ausbildung von Organen bezw. Differenzierung neuer Eigenschaften nach sich ziehen, die sonst unterblieben wäre. Wie im einzelnen die Reizübertragung vorzustellen ist, entzieht sich unserer Beurteilung; McCallum (S. 261) denkt an eine eventuelle Mitwirkung der Plasmaverbindungen, Errera (S. 138) vermutet die Existenz von besonderen Hemmungsstoffen. Daß im übrigen der Reizzustand der ganzen Pflanze den Endeffekt mehr oder weniger beeinflussen wird und somit die Intensität der Reaktion Schwankungen unterliegt, bedarf keiner weiteren Erörterung.

Die Qualität der Neubildung, die von inneren Faktoren abhängt (vgl. Goebel V, S. 230), stellt sich in unserem Falle als ein

1) Die nicht genauer detaillierte Auffassung Němecs, (VI, S. 245) dürfte sich hier wohl leicht einordnen lassen.

gradueller Übergang zwischen Haupt- und Nebenwurzel, nicht nur physiologisch, sondern auch anatomisch (Boirivant) dar.

B. Der Einfluß von Wachstumshemmungen des Hauptvegetationspunktes.

Für das Studium der Regenerations- bezw. Korrelationserscheinungen haben sich bereits vielfach als besonders wertvoll und erfolgreich Versuche erwiesen, die unter Vermeidung von Verletzungen, wie sie die Fortnahme eines Teiles der Pflanze mit sich bringt, ausschließlich durch Unterdrückung gewisser Organfunktionen die Pflanze veranlassen, Ersatz für die inaktivierten Teile zu schaffen. Als eines der einfachsten Mittel, dieses Ziel zu erreichen, dient der Gipsverband[1]), der von verschiedenen Autoren, wie z. B. Pfeffer I, Hering, Goebel IV, Winkler, McCallum mit Erfolg benutzt wurde. Speziell an Wurzeln konnte Pfeffer (I, S. 357) feststellen, daß „durch Umhüllung eines 10 mm langen Spitzenteiles der Wurzel von *Faba* mit Gips eine kräftigere Ausbildung der heranwachsenden Nebenwurzeln und ein verstärkter Geotropismus dieser veranlaßt“ wird. Da außer dieser kurzen Notiz über diesen Gegenstand keine genaueren Mitteilungen vorliegen[2]) — neuerdings nur hat Köhler (S. 4) bei mechanischer Hemmung der Hauptwurzelspitze in einem engen Spalt, ähnlich wie Duhamel (S. 106) vor ca. 140 Jahren, beiläufig eine Funktionsübernahme seitens der Nebenwurzeln beobachtet, wobei aber traumatische Einflüsse nicht ausgeschlossen waren — so erschien mir eine erneute kritische Untersuchung des Einflusses von Wachstumshemmungen nicht unangebracht.

Die Versuche wurden so eingerichtet, daß die an ihrer Spitze mit einem mehr oder minder hohen Gipsverband versehenen Keimwurzeln von üblicher Länge in Erde solange kultiviert wurden, bis die oberhalb des Verbandes hervortretenden Seitenwurzeln sich in ihren geotropischen Grenzwinkel eingestellt hatten. Alsdann wurde der Verband vorsichtig entfernt[3]) und die Pflanzen, eventuell nach Anfertigung einer Skizze, in gleicher

---

1) Von anderen Maßnahmen seien Verdunkelung oberirdischer Pflanzenteile, Goebel, II (S. 647) und Wasserstoffatmosphäre (Sauerstoffausschluß), McCallum (S. 246) genannt.

2) In bezug auf „echte“ Regeneration der Wurzelspitze hat Němec, VI (S. 8) mit dem Gipsverband keinen Erfolg erzielt (vgl. S. 578, Anm. 1). Bruck hat den Gipsverband nur zu anderen Zwecken verwertet.

3) Die Versuchsmethodik, die auf diesen Punkt besonders Rücksicht zu nehmen hatte, wich etwas von der Pfefferschen ab. Meist wurde gleichzeitig mit der Wurzel ein dieser lose anliegender dünner Glasstreifen mit abgeschliffenen Rändern von ca. $^1/_2$—$^3/_4$ cm Breite und einer der Verbandzone entsprechenden Länge in den Gipsverband eingeschlossen.

Orientierung in Erde weiter kultiviert. Dies war nötig, um in jedem Falle die unveränderte Wachstumsfähigkeit der Wurzelspitze nachprüfen zu können; außerdem sollte, wenn möglich, das weitere Verhalten der Nebenwurzeln verfolgt werden. Praktisch war ein Umpflanzen ohne Störung der Stellungsverhältnisse der Seitenwurzeln allerdings nur bei *Lupinus* infolge deren zweizeiliger Anordnung möglich, indem die Wurzeln in einen schmalen Erdspalt eingesenkt wurden, der durch seitliches Andrücken der Erde leicht wieder geschlossen werden konnte. Überhaupt erwies sich auch sonst wieder *Lupinus* entschieden geeigneter und reaktionsfähiger als die ebenfalls benutzten *Faba*-, *Phaseolus*- und *Pisum*-Pflanzen, weshalb mit ihr vorzugsweise gearbeitet wurde.

Die Resultate bestätigten die Angabe Pfeffers. Dicht über dem Verbande stellte sich häufig eine oder selbst mehrere Seitenwurzeln, ähnlich wie bei der Dekapitation steiler zum Horizont, nur blieb die Reaktion wesentlich schwächer. Die Vertikale wurde niemals erreicht, die Zahl der abgelenkten Ersatzwurzeln blieb kleiner und verteilte sich mit Ausnahme ganz junger Keimwurzeln meist auf eine sehr kurze Zone oberhalb des Verbandes. Die Ablenkung erfolgte auch unabhängig von mechanischen Hindernissen für gewöhnlich in flachem Bogen, was offenbar mit der allmählich einsetzenden Reizung zusammenhing. Überhaupt trat die Reaktion, namentlich bei *Faba*, *Phaseolus* und *Pisum*, weniger bei *Lupinus* unregelmäßiger ein und fehlte evtl. im Gegensatz zu einer entsprechenden positiven Dekapitationswirkung ganz. Die Ersatzwurzeln waren häufig kräftiger ausgebildet; bei kurzen Keimwurzeln galt dies auch für sämtliche überhaupt gebildete Nebenwurzeln, die außerdem dichter gedrängt standen.

Mit der Länge der Verbandzone nimmt im allgemeinen die Reaktion ab. Sie war am kräftigsten, wenn noch ein Stück der

---

Die spätere Entfernung des Gipses vollzog sich hierdurch leicht und ohne nennenswerten Verlust an Material.

Die Herstellung des Verbandes geschah in der Weise, daß der Glasstreifen mittels ein paar Tonfüßchen von 1—1,5 cm Höhe in horizontaler Lage auf eine Glasunterlage in Form eines Tischchens montiert und hierauf die zu benutzende Wurzel mit ihrem Spitzenteil der Länge nach gelegt wurde. Mit einem Guß konnte nunmehr das Ganze in Gips eingeschlossen werden. Nicht unvorteilhaft war es, während des Gusses noch einen zweiten Glasstreifen auf die Wurzel zu legen, so daß diese zwischen zwei Glasplatten zu liegen kam. Statt Glasstreifen konnten auch Glimmerplättchen verwertet werden.

Um Behinderungen der Seitenwurzeln durch den Gipsblock zu vermeiden, wurde noch ein anderes Verfahren eingeschlagen, indem die Wurzeln in mit Gipsbrei angefüllte dünne Glasröhren eingeführt wurden. Dieser Verband nahm nur sehr wenig Raum in Anspruch, hatte jedoch den Nachteil, daß seine Entfernung nicht ohne beträchtliche Verluste an Versuchsmaterial vonstatten ging, da die Glasröhren vorher gesprengt werden mußten. Diese Methode diente daher ausschließlich zur Kontrolle. — Im ganzen wurden ca. 250 erfolgreiche Versuche angestellt.

Zuwachszone frei blieb[1]), konnte jedoch bei entsprechend langem Verbande in einer Entfernung von über 5 cm von der Spitze beobachtet werden.

Bemerkenswerterweise behielten die abgelenkten Ersatzwurzeln ihre Wachstumsrichtung dauernd bei, auch wenn inzwischen die Hauptwurzel, nach Befreiung aus dem Verbande, ihr Wachstum wieder aufgenommen hatte. Letztere wuchs für gewöhnlich sehr üppig weiter und überflügelte die Nebenwurzeln sehr bald; nur selten stellten sie ihr Wachstum, offenbar infolge der Konkurrenz der Ersatzwurzeln nachträglich wieder ein.

Klinostatenversuche lehrten, daß auch hier die Ablenkung nicht allein auf Änderung der geotropischen, sondern auch der autotropischen Eigenschaften der Nebenwurzeln zurückzuführen ist.

Bei der vorstehenden Zusammenstellung der Resultate sind bereits einige Einzelheiten kritisch berücksichtigt worden, auf die hier noch etwas näher eingegangen werden muß. Innerhalb des Gipsverbandes kann bisweilen ein Teil der Wurzelhaube, gelegentlich auch wohl des eigentlichen Wurzelmeristems, absterben. Das Verlorene wird aber nach Entfernung des Verbandes durch „echte“ Regeneration sofort ersetzt. Einen Einfluß auf die Stellung der Nebenwurzeln übt eine derartige Verletzung jedoch nicht aus, wie schon Bruck (S. 18) festgestellt hat. Wichtiger dagegen ist der folgende Fall. Ähnlich wie der Wurzelstumpf bei der Dekapitation zeigt das verbandfreie Stück speziell der *Faba*-Keimwurzeln häufig ein korrelativ stark gefördertes Dickenwachstum, namentlich wenn die Wurzel relativ kurz ist. Da innerhalb des Verbandes eine Dickenzunahme ausgeschlossen war, so markierte sich naturgemäß die Übergangsstelle in Form eines Absatzes, der bei kleineren Unebenheiten des oberen Gipsrandes eventuell nur einseitig, dann aber besonders stark hervortrat. War es schon auffällig, daß in letzterem Falle die abgelenkten Nebenwurzeln diesen Absatz als Ursprungsort häufig bevorzugten, so zeigte ein anatomischer Längsschnitt auch entsprechende Unebenheiten im Verlauf des Zentralzylinders bezw. der Leitbahnen, die nach den früheren Erfahrungen sehr wohl als Ursache der Ablenkung in Betracht kommen konnten, eventuell auch rein mechanisch in diesem Sinne wirkten. Die Richtigkeit dieser Annahme wurde durch folgende zwei Kontrollversuche bestätigt. Keimwurzeln von mittlerer Länge wurden im Abstande von ca. 2,5 cm von der Spitze mit einem 1,5 cm hohen ringförmigen Gipsverbande versehen. Eine Einwirkung auf die Nebenwurzeln ergab sich hierbei allerdings nicht, was insofern erwartet werden mußte,

---

1) In diesem Falle wurden die Pflanzen mit Rücksicht auf die nachträgliche Streckung der Hauptwurzel ausnahmsweise bei Lichtabschluß im Wasser kultiviert, das zur Konservierung des Verbandes mit Gips gesättigt worden war. — Der schon von Němec (VI, S. 8) ohne Erfolg ausgeführte Versuch, die aufrechte Wurzelspitze in einer Länge von $^1/_2$—$^3/_4$ mm allein einzugipsen, wurde von mir in einer anderen Form mit gleich negativem Resultat wiederholt. Zu diesem Zwecke wurde der 1 cm lange Spitzenteil in Gips eingeschlossen, jedoch dicht unterhalb des Vegetationspunktes mittels Ton eine seitliche Öffnung ausgespart. Das Meristem wölbte sich an dieser Stelle stark vor und sah, äußerlich betrachtet, einer kleinen Ersatzwurzel täuschend ähnlich. Tatsächlich war jedoch ein neuer Vegetationspunkt nicht angelegt worden.

als ein erheblicher Dickenunterschied in oben genanntem Sinne mangels einer Wachstumshemmung tatsächlich ausgeblieben war. War dagegen das Dickenwachstum der Wurzel korrelativ dadurch gefördert, daß bei sonst gleichen Bedingungen die Wurzelspitze um 1,5 cm dekapitiert worden war, so trat oberhalb des Verbandes nicht selten merkliche Ablenkung der Nebenwurzeln ein. Ein Einfluß der Verstümmelung kam nicht in Betracht, denn dieser erstreckt sich, falls überhaupt vorhanden, bekanntlich bei *Faba* nur auf wenige Millimeter, während in dem Versuche der untere Rand des Verbandes 1 cm von der Wunde entfernt blieb. Entsprechend waren auch am oberen Ende dieses Zwischenstückes normal gestellte Nebenwurzeln stets eingeschaltet. — Hieraus ergibt sich also die Notwendigkeit, alle die Wurzeln, bei denen die oben beschriebenen Wachstumsdifferenzen sich besonders merklich machen, unberücksichtigt zu lassen; zum mindesten hat eine Kontrolle der anatomischen Verhältnisse stets Platz zu greifen, wenn man sich vor Irrtümern bewahren will.

Im Gegensatz zu *Faba* war, wie schon angedeutet, dieser Übelstand bei *Lupinus* nur selten und in geringem Grade zu fürchten, dafür ergab sich hier eine andere Schwierigkeit. Wie bereits Pfeffer (I, S. 356) angibt, rücken die Nebenwurzelanlagen innerhalb des Gipsverbandes nach der Hauptwurzelspitze vor. Während aber z. B. bei *Faba* und *Pisum* das Wachstum dieser Anlagen sehr bald sistiert wird, wachsen nach meinen Erfahrungen an *Lupinus* nach längerer Versuchsdauer die älteren von ihnen nicht selten mehr oder minder weiter, indem sie unter scharfer Biegung nach abwärts sich zwischen Rinde und Gips oder häufiger durch die Rinde selbst einen Weg bahnen, wobei Längen bis zu 1 und selbst 2 mm erreicht werden können. Wohl gemerkt, geschieht dies selbst in dem festesten Verbande, auch wenn sicherheitshalber keine Glasstreifen mit eingeschlossen worden waren[1]). Da solche Nebenwurzeln bisweilen in die Nähe des Zentralzylinders gerieten, so war die Möglichkeit einer Störung immerhin ins Auge zu fassen, wenngleich allerdings nur die Rinde verletzt wurde, sowie eine sichtbare Wundreaktion fehlte. Zur Kontrolle wurden dieselben Versuche, wie oben bei *Faba*, angesetzt und zwar sowohl mit intakten als auch dekapitierten Wurzeln. Die Dekapitation hatte den Zweck, die Bildung und das eigenartige Wachstum der Nebenwurzeln zu fördern. Eine Ablenkung dieser oberhalb des Verbandes blieb jedoch aus. War somit auch eine ungünstige Beeinflussung der Versuchsresultate ausgeschlossen, so blieben doch der größeren Sicherheit wegen die Fälle, bei denen die beschriebene Erscheinung sich besonders bemerkbar machte, unberücksichtigt.

In Verbindung mit der Frage, wie lange eine Wachtstumshemmung andauern muß, um eine Ersatzreaktion der Nebenwurzeln hervorzurufen, lassen sich die oben beschriebenen Komplikationen speziell bei *Lupinus* — die anderen Pflanzenarten eigneten sich weniger gut — sogar ganz vermeiden. Wird nämlich der Verband noch vor Sichtbarwerden irgend welcher Seitenwurzeln an der Pflanze, also zu einer Zeit, wo jene Störungen im Innern derselben noch gar nicht eingetreten sein konnten, entfernt, so erfolgt trotzdem auch nachträglich eine deutliche Ablenkung der Ersatzwurzeln und

1) In nicht genügend hartem Gips können nach Pfeffer (I, S. 357) ganz allgemein die Nebenwurzeln sich zwischen Rinde und Verband hindurchzwängen.

zwar mit einer Intensität, die der der früheren Versuche nicht oder kaum nachstand. Versuchsserien, bei denen mit einer Verbandhöhe von ca. 2 cm operiert wurde, zeigten günstigstenfalls bereits nach einer Einwirkung von 40 Stunden eine schwach erkennbare Reaktion, die sich bei etwas längerem Aufenhalt im Verbande von 3—4 Tagen wesentlich verstärkte. Im ersteren Falle befanden sich abgelenkte Nebenwurzeln ungefähr in der Mitte der Verbandzone, bei längerer Versuchsdauer rückte die Reaktion nach dem oberen Rande vor bis schließlich über denselben fort. Entsprechend nimmt die Zahl der reagierenden Nebenwurzeln zu, wenngleich mit individuellen Schwankungen. Die Nebenwurzeln des Neuzuwachses waren überall normal gestellt und dienten als Maßstab für die Ablenkung. Waren ausnahmsweise bereits oberhalb des Verbandes Nebenwurzeln sichtbar geworden, bevor dieser entfernt wurde, so zeigten trotzdem die aus der Verbandzone hervorbrechenden Nebenwurzeln meist eine steilere Stellung, was auch bei *Pisum* und *Faba* beobachtet wurde, wenngleich hier Ausnahmen häufiger vorkamen.

Auch hier behielten die Ersatzwurzeln die neue Wachstumsrichtung dauernd bei. Die eigentliche Ablenkung erfolgte aber beachtenswerterweise zu einer Zeit, als die Reizursache bereits längst beseitigt war, so daß hiermit ein Beispiel typischer Nachwirkung vorliegt.

Den bisherigen Beobachtungen an Keimwurzeln, deren Spitzenteil allein eingegipst war, seien vergleichsweise die Erfahrungen gegenübergestellt, die ich mit vollständig im Verbande ruhenden Wurzeln machte. Wurden diese nach ca. 9—10 Tagen aus dem Verbande befreit und in Erde weiter kultiviert, so zeigte sich im Verhalten der Nebenwurzeln zwischen *Lupinus* einerseits und *Faba* u. a. Pfl. andererseits ein auffälliger Unterschied. Die Nebenwurzeln von *Faba* standen annähernd normal, wie dies offenbar auch Bruck (S. 26) beobachtet hat. Bei *Lupinus* aber traten folgende Unterschiede auf. Die älteren Nebenwurzeln hatten sich entsprechend den bereits beschriebenen eigenartigen Wachstumsverhältnissen innerhalb des Verbandes, die bei der relativ langen Versuchsdauer naturgemäß in extremem Maße hervortraten, anfangs meist steil abwärts gerichtet. Späterhin wuchsen sie aber in sanftem Bogen, dessen Konkavseite zenithwärts gerichtet war, allmählich in die plagiotrope Normalstellung hinein. Die jüngeren, durch den Verband nicht veränderten Nebenwurzeln dagegen traten anfänglich in ungefähr normaler Richtung hervor, nahmen aber dann sehr bald in kurzem Bogen, mit der Konkavseite nach unten, eine steilere Stellung zum Horizont an. Sie ließen das typische Bild der abgelenkten Ersatzwurzeln erkennen.

Der Unterschied zwischen *Faba* und *Lupinus* ist offenbar so zu erklären, daß im ersteren Falle das Wachstum sämtlicher Wurzelvegetationspunkte gehemmt war, während im zweiten Falle dies streng genommen nur für die Hauptwurzel galt, da die Nebenwurzeln sich ja tatsächlich, wenn auch sehr langsam, weiter entwickelt hatten.

Auf eine solche Differenz im Wachstum der Haupt- und Seitenwurzeln dürfte es aber in letzter Linie bei dem ganzen Vorgange nur ankommen. Trotz ihrer Kleinheit genügte sie für *Lupinus*, um diese die Hemmung des Hauptvegetationspunktes als Reiz empfinden zu lassen. Bei *Faba* bestand eine solche Differenz überhaupt nicht, die Wachstumshemmung des Hauptvegetationspunktes konnte somit auch nicht als Reiz wirken.

Speziell die letzten sowie auch frühere Versuche lassen erkennen, daß die Länge des Gipsverbandes eine ganz andere Rolle spielt als eine entsprechend bemessene Dekapitation, wie auch trotz großer Ähnlichkeit keine vollständige Parallele im Verlauf beider Reaktionen besteht. Eine Ablenkung der Nebenwurzeln wurde noch im Abstande von ca. 5,5 cm von der Spitze bei gleicher Verbandlänge erzielt, vermutlich ist dies aber in Anbetracht der Reaktionsfähigkeit selbst älterer Anlagen noch nicht die äußerste Grenze. Die Reizübertragung dürfte so vorzustellen sein, daß durch Hemmung des Hauptvegetationspunktes die nächstgelegenen Anlagen, die ja sehr schnell innerhalb des Verbandes vorrücken[1]), durch mehr oder minder inhärente (dauernde) Induktion gewissermaßen zu „primären" Ersatzwurzeln gestempelt werden, die ihrerseits wieder, bei gleichzeitiger Wachstumshemmung durch den Verband, durch höher gelegene Nebenwurzeln sekundär ersetzt werden. — In ähnlicher Weise konnte McCallum (S. 253) an isolierten Sproßstücken durch Eingipsen des Basalendes die Bildung von Adventivwurzeln nach dem apikalen Pol verschieben. — Das gleiche hat Bruck mit dem bereits früher auf S. 565 erwähnten Eingipsen dekapitierter Hauptwurzeln erzielt. Seine Absicht, die Reaktionszone des „Verwundungsreizes" zu bestimmen, wurde damit aber nicht erreicht.

Während die Hauptwurzel durch den Gipsverband in ihrem Wachstum vollständig gehemmt wurde, werden sich ihr in der Natur häufig Hindernisse in den Weg stellen, die, wenn auch nicht dauernden Stillstand[2]), so doch zum mindesten vorübergehende Verlangsamung des Wachstums zur Folge haben. Um deren Einwirkung auf die Nebenwurzeln zu studieren, wurden einige Versuche mit plastischem Ton ausgeführt, einem Material, dessen Konsistenz durch seinen Wassergehalt in leichter Weise variiert werden kann und in bezug auf seine Mitwirkung auf das Wachstum der Wurzeln bereits von Pfeffer (I, S 324) genau untersucht ist.

---

1) Nach Pfeffer (I, S. 356) sind bereits in zwei Tagen Anlagen in 6 mm Abstand von der Spitze zu erkennen.

2) Vgl. Duhamel (S. 106).

Im Sachsschen Keimkasten mit verdunkelten Glasscheiben wurde eine ziemlich feuchte Tonschicht mit einer Lage Gartenerde überdeckt und in diese Lupinenkeimlinge eingepflanzt. Die Wurpelspitzen wurden von vornherein zur Fixierung ca. 1 cm tief in die Tonschicht eingesenkt. Wenn in diesem Falle eine Änderung in dem Verhalten der Nebenwurzeln nicht konstatiert werden konnte — höchstens an der Grenze zwischen Ton und Erde standen sie bisweilen kaum merklich steiler — so entspricht dies auch dem hier kaum merklichen Widerstande des Tones, der die Wachstumsgeschwindigkeit nicht sichtlich beeinflußt hatte.

Um den Widerstand zu vergrößern, kamen Verbände zur Anwendung derart, daß beiderseits offene Glasröhren von verschiedener Dicke mit wasserreicherem bezw. ärmerem Ton gefüllt und in diese die Wurzeln entweder mit einem 1—2 cm langen Spitzenteil oder fast der ganzen Länge nach eingebettet wurden. Der Widerstand vergrößerte sich naturgemäß in umgekehrtem Verhältnis zum Röhrendurchmesser. Die so präparierten Pflanzen — es wurde nur mit *Lupinus* gearbeitet — wurden in Erde kultiviert und meist schon kurz vor dem Hervorbrechen der Nebenwurzeln oberhalb des Verbandes aus diesem befreit[1]) und wieder in Erde gesetzt. Sie wuchsen daselbst normal weiter, ein Zeichen, daß eine Schädigung durch die vorhergehende Behandlung nicht eingetreten war. Im extremsten Falle, bei Anwendung von relativ wasserarmem Ton und Glasröhren von $^1/_2$ cm lichter Öffnung war der Widerstand so groß, daß die Hauptwurzeln sich in fünf Tagen nur um 1—2 cm verlängert hatten.

Die Wirkung sehr festen Tones war der eines Gipsverbandes gleich, bei sehr langer Verbandzone sogar noch stärker. Direkt oberhalb sowie innerhalb der Verbandzone fanden sich steil abwärts gerichtete Nebenwurzeln. Mit dem Widerstande verringerte sich auch die Reaktion. Bei nicht zu starker Hemmung zeigten sich abgelenkte Nebenwurzeln nur noch etwas oberhalb der Stelle, wo zu Beginn des Versuchs sich die Wurzelspitze befunden hatte[2]). Alle übrigen Nebenwurzeln, einschließlich der in dem Neuzuwachs in Ton späterhin angelegten waren normal gestellt.

Nach Pfeffer (I, S. 328) tritt selbst schon in ziemlich weichem Ton anfänglich ein meist mehrere Stunden währender Wachstumsstillstand ein, bevor sich die Wurzeln den neuen Bedingungen angepaßt haben. In wasserarmem Ton vollzieht sich nach meinen Beobachtungen das stark gehemmte Wachstum sogar stoßweise, wie aus der äußeren mehrfach abgesetzten Form der Wurzel geschlossen werden muß. Kommt somit ein zeitweiliger, vollständiger Wachstumsstillstand als Ursache sicher mit in Betracht, so dürfte doch eine plötzliche Verlangsamung des Wachstums der Hauptwurzelspitze dieselbe Wirkung ausüben. Eine scharfe Scheidung ist, wie aus dem Vorstehenden ersichtlich, kaum durchführbar.

1) Engere Glasröhren mußten zu diesem Zweck vorsichtig gesprengt werden.

2) Bei vorübergehender, nur kurze Zeit anhaltender Einwirkung eines erheblicheren Tonwiderstandes blieb die ursprüngliche Zuwachszone meist ganz frei von Seitenwurzeln.

Bei dem Wachstum der Wurzeln in Ton kommen nach Pfeffer (I, S. 327) neben rein mechanischen Einflüssen durchschnittlich kaum wesentliche Störungen[1]) anderer Art in Betracht. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei denjenigen unserer Versuche, wo dünne Glasröhren mit relativ wasserarmem Ton den größten Teil der Hauptwurzel einschlossen. Sauerstoffmangel dürfte allerdings auch hier vielleicht nur eine untergeordnete Rolle spielen, da ja tatsächlich die Wurzeln sehr gut reagierten; jedenfalls würde dieser Faktor ebenfalls nur im Sinne einer Wachstumshemmung gewirkt haben. Dagegen muß angenommen werden, daß die Wasserversorgung der Pflanze sich etwas schwieriger gestaltete, obwohl direkt sichtbares Welken nicht eingetreten war. Dieser Punkt gewinnt aber insofern an Bedeutung, als im Abschnitt II gezeigt werden kann, daß unter diesen Umständen die Nebenwurzeln leicht eine stärkere Neigung zum Horizont annehmen. Tatsächlich war, wie schon angedeutet, die Reaktion auffallend stark, so daß annähernd sämtliche Nebenwurzeln sich besonders steil zum Horizont einstellten, wie es selbst im Gipsverbande nicht beobachtet wurde. Speziell die Ergebnisse dieser Versuche dürften daher nicht allein auf das Konto der Wachstumshemmung zu schreiben sein.

Der Inhalt des vorliegenden Abschnittes kann der Hauptsache nach dahin zusammengefaßt werden, daß unabhängig von irgend welchen traumatischen Einflüssen eine Ersatzreaktion der Nebenwurzeln durch mechanische Hemmung oder Verlangsamung des Wachstums der Hauptwurzel ausgelöst wird und zwar auch dann, wenn jene Faktoren nur relativ kurze Zeit, d. h. im Minimum ca. 40 Stunden eingewirkt hatten. Dementsprechend kann die Reaktion noch zu einer Zeit eintreten, wenn die Hemmung selbst schon beseitigt und durch normale Wachstumsbedingungen ersetzt ist. Die Induktion der Ersatzwurzeln ist inhärent und beruht auf Umstimmung des geo- und autotropischen Verhaltens der Nebenwurzeln.

Zweifellos handelt es sich bei der Inaktivierung des Hauptvegetationspunktes um die Aufhebung ursprünglich vorhandener spezifischer Reizwirkungen (Korrelationen), die durch die in dem vorhergehenden Abschnitt näher präzisierten Zellbahnen vermittelt werden. Die Frage nach der Bedeutung der Ernährung tritt hier fast noch mehr als bei der Dekapitation in den Hintergrund. Allerdings muß in gleicher Weise als Folge der Sistierung des Hauptwurzelwachstums mit Notwendigkeit Anstauung von Nährmaterial stattfinden, wie dies durch die Förderung der Nebenwurzeln bestätigt wird. Daß diesem Umstande aber keine maßgebende Bedeutung zukommt, beweist der durchschnittlich wesentlich geringere Erfolg

1) Wie immer bei einer Änderung des Mediums stellte sich auch im Ton eine geringfügige Anschwellung der Hauptwurzel ein, die jedoch zu Bedenken keinen Anlaß gab (vgl. S. 588).

der Ersatztätigkeit. Folgerichtig müßte auch sonst erwartet werden, daß gerade die älteren Nebenwurzelanlagen, die außerhalb des Verbandes sich ungehindert entwickeln können und dementsprechend als Attraktionszentren bezw. Verbrauchsorte für die disponibel gewordenen Nährstoffe in erster Linie in Betracht kommen, besonders schnell und leicht reagieren, während gerade im Gegenteil die jüngsten, durch den Verband besonders stark gehemmten Anlagen zu allererst beeinflußt werden.

In demselben Maße, wie bei der Dekapitation ein Ersatz des Vegetationspunktes selbst angestrebt wird, ist von vornherein anzunehmen, daß eine Wachstumshemmung nur dann Erfolg hat, wenn das Meristem der Wurzelspitze im engeren Sinne davon betroffen wird. Um dies zu prüfen, wurde der Versuch angestellt, allein die Streckungszone mit Ausschluß des ca. 1—2 mm langen Spitzenteils einer Lupinenwurzel einzugipsen. Tatsächlich blieb eine Ablenkung aus, sobald nicht Verletzungen des Meristems oder anderweitige Störungen mitwirkten[1]). Zu erwähnen ist hierbei, daß selbst nach frühzeitiger Entfernung des Verbandes d. h. vor Erscheinen der übrigen Nebenwurzeln, die Verbandzone selbst mehr oder minder ganz frei von Seitenwurzeln blieb.

Die Beobachtung Němecs (I, S. 244), daß nach längerem Verweilen im Gipsverbande die geotropische Perzeptionsfähigkeit der Wurzelspitze mit dem Schwinden der „Statolithenstärke" aufgehoben wird, könnte die Vermutung nahelegen, daß die in der Ersatztätigkeit der Nebenwurzeln gipfelnde Wirkung des Verbandes speziell auf dem Verlust des Orientierungsvermögens der Wurzel zur Schwerkraftsrichtung beruht. Ein Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen kann aber insofern nicht bestehen. als die von Němec beschriebene Wirkung erst nach 9—11 Tagen eintritt, während die Ersatzreaktion schon mit 1—2 Tagen beginnt.

C. Die Bedeutung des Wundreizes.

Die Frage, in wie weit der Wundreiz bei der Ersatzreaktion dekapitierter Wurzeln als auslösender Faktor in Betracht kommt, wurde mit Absicht an den Schluß meiner Ausführungen gestellt, da ihre Beantwortung sich nach dem Vorstehenden von selbst er-

---

1) Infolge der Dickenzunahme der freiliegenden Wurzelteile machten sich namentlich bei längerer Versuchsdauer an den Rändern des Verbandes die für *Faba* bereits beschriebenen Absätze (S. 578) bemerkbar, die abgesehen von Veränderungen im Innern leicht von Verletzungen des außerordentlich spröden Meristems begleitet waren. Um dies nach Möglichkeit zu verhindern, wurde der Verband schon nach mehreren Tagen, sobald die neue Wachstumszone normale Länge erreicht hatte, abgenommen und die Pflanze wie gewöhnlich in Erde weiter kultiviert.

ledigt. Entsprechend den Erfahrungen von Goebel (IV, S. 133), Němec (VI, S. 230/31), McCallum (S. 243), Burns u. Hedden (S. 386) u. a. kann ihm auch hier eine wesentliche Bedeutung nicht beigemessen werden. Geht schon aus den Versuchen des Absatz B hervor, daß er zum mindesten nicht direkt notwendig ist, so zeigt die Wirkung von seitlichen Wunden, speziell bei *Lupinus*, daß Verletzungen schlechthin keinen Erfolg haben, wenn nicht ganz besondere Nebenbedingungen, die aber auf ganz anderem Gebiet liegen, erfüllt sind.

II. Die Orientierung der Nebenwurzeln unter dem Einfluß mangelhafter Wasserversorgung.

Wenn Keimpflanzen derart kultiviert werden, daß die Hauptwurzeln sich ganz oder teilweise in nicht vollständig mit Wasserdampf gesättigter Atmosphäre befinden und auch sonst weder durch häufiges Benetzen noch in anderer Weise besonders reichlich mit Wasser versorgt werden, kann man beobachten, daß ein großer Teil der späterhin auswachsenden Nebenwurzeln mehr oder minder steil abwärts wächst, unter erheblicher Verkleinerung ihres normalen Neigungswinkels zum Lot. Zunächst wird naturgemäß die Erklärung plausibel erscheinen, daß infolge der aus dem Wassermangel resultierenden Erschlaffung ein mechanisches Herabsinken stattgefunden hat, wie auch tatsächlich durch Einlegen in Wasser mit zunehmender Sättigung ein teilweiser Ausgleich der Krümmung erfolgen kann[1]. Indessen liegen nach meinen Beobachtungen die Verhältnisse unter Umständen wesentlich komplizierter, denn wenn z. B. eine derart behandelte Lupinenpflanze noch vor Sichtbarwerden der Nebenwurzeln in feuchte Erde gesetzt und in normaler Weise weiter kultiviert wird, erscheint das Schlußresultat kaum wesentlich verändert. Es muß also ein Faktor vorliegen, der die Richtung bezw. das geotropische Verhalten der Nebenwurzeln in ähnlicher Weise zu beeinflussen vermag, wie dies für andere Fälle bereits bekannt ist. So bewirkt nach Stahl (S. 393) und Czapek (I, S. 1245) das Licht, ferner nach Sachs (I, S. 624) und Czapek (I, S. 1252) höhere Temperatur eine Verkleinerung des geotropischen Grenzwinkels der Nebenwurzeln. Sachs (I, S. 609) und neuerdings Bruck (S. 6) haben ferner gezeigt, daß abhängig vom Medium

1) Nach meinen Erfahrungen vermögen selbst stark angewelkte Nebenwurzeln noch weiter zu wachsen.

die Seitenwurzeln in dampfgesättigter Luft fast horizontal, in Wasser und noch mehr in feuchter Erde dagegen steiler abwärts gerichtet sind.

Auf diese Faktoren mußte naturgemäß bei den speziellen Versuchen, die zur Klärung der erwähnten Erscheinung vorgenommen wurden und aus später zu nennenden Gründen sich zunächst ausschließlich mit *Lupinus albus* befaßten, Rücksicht genommen werden. Lichtabschluß und gleichförmige Temperatur waren Vorbedingung für alle Experimente. Die soeben zitierte Wirkung der Kulturmedien Luft, Wasser, Erde konnte ich nach den Angaben von Sachs und Bruck bestätigen, wenn auch *Lupinus* nicht ganz so ausgeprägte Unterschiede wie *Vicia Faba,* das von Sachs benutzte Beispiel, erkennen läßt. Diese Bestätigung möchte ich deshalb besonders hervorheben, als bezüglich des Einflusses der Luft der Anschein erweckt werden könnte, als ob die eingangs skizzierte Reaktion damit in Widerspruch stände. Tatsächlich handelt es sich aber, wie schon jetzt festgestellt sei, um zwei durchaus verschiedene Vorgänge. Die Horizontalstellung der Nebenwurzeln im Sachsschen Sinne kommt nur in dampfgesättigter Luft bei ausreichender Wasserzufuhr zustande. Wassermangel spielt dabei keine Rolle, ein Punkt, der für die noch zu besprechenden Kontrollversuche von großer Wichtigkeit ist. Als prinzipiell verschieden ist aber die von mir beschriebene Reaktion dadurch charakterisiert, daß bei ihr inhärente Induktion der Nebenwurzelanlagen vorliegt, die durch spätere Einflüsse nicht ohne weiteres verändert werden kann, während in sämtlichen oben angeführten Beispielen, mag es sich um Licht, Temperatur oder Beschaffenheit des Kulturmediums handeln, eine den jeweiligen Bedingungen entsprechende Reaktion der ausgewachsenen Nebenwurzel ausgelöst wird, die jederzeit variiert werden kann und auf lokaler Induktion beruht[1]).

Noch ein anderer Punkt muß zuvor erörtert werden. Sachs (I, S. 623) glaubte speziell für *Vicia Faba* häufig feststellen zu können, daß die Nebenwurzeln in feuchter Erde steiler als in trockener stehen. Bruck, der die Beziehungen des Mediums zur Orientierung der Seitenwurzeln ziemlich genau verfolgt hat, erwähnt hiervon überhaupt nichts. Jedenfalls konnte ich ebensowenig wie Czapek (I, S. 1252/53) an demselben Material eine durch-

1) Nach Czapek (I, S. 1246) ist für das Licht die Wurzelspitze als Ort der Reizperzeption anzusehen.

greifende Regel konstatieren, was vielleicht auf die individuell außerordentlich variabeln Stellungsverhältnisse der *Faba*-Nebenwurzeln (vgl. Sachs, I, S. 620) zurückzuführen ist. Wichtiger ist jedoch, daß z. B. *Lupinus* und *Phaseolus multiflorus* derartige Unterschiede in merklicher Weise überhaupt nicht erkennen lassen. Um jedoch vor Irrtümern ganz sicher zu sein, wurde allgemein, wenn nicht anders vermerkt, mit möglichst konstanten mittleren Feuchtigkeitsverhältnissen der Erde gearbeitet.

Unter Berücksichtigung aller dieser Vorsichtsmaßregeln gestaltete sich die speziellere Versuchsanordnung wie folgt. Mit Erde gefüllte Kästen, deren Böden mit kleinen Löchern versehen waren, wurden in der Weise mit Keimpflanzen beschickt, daß die ca. 1—2 cm langen Keimwurzeln aus den Löchern ganz oder teilweise hervorragten. Die Kästen wurden auf entsprechend große und tiefe Glashäfen gesetzt, in denen durch eine am Boden befindliche Schicht Wasser oder durch feuchtes Fließpapier sowie durch Regulierung des Luftzutrittes eine mäßig feuchte Atmosphäre unterhalten wurde. Zur Erzielung eines guten Wachstums wurde die Luftfeuchtigkeit stets so hoch gewählt, wie es sich nur irgend mit den Zwecken der Versuchsanordnung vereinbaren ließ. Der in Luft befindliche Teil der Wurzel kam mit Wasser niemals direkt in Berührung, jedoch wurde durch Befeuchten der Erde für die nötige Wasserzufuhr Sorge getragen. Soweit nicht ein Teil der Wurzel sich in der Erde befand, wurde die Aufnahme des Wassers durch das Hypokotyl bezw. die Kotyledonen vermittelt. Nach 3—4 Tagen, also reichlich lange vor dem Hervorbrechen der Nebenwurzeln, wurden die Pflanzen mit ihren Hauptwurzeln vollständig in Erde gesetzt und unter normalen Bedingungen weiter kultiviert.

In einfacherer Weise wurde dasselbe Ziel erreicht, indem die Keimwurzeln in dünne Glasröhren von 0,5 cm lichtem Durchmesser[1]) und ca. 10 cm Länge ganz oder teilweise hineingesteckt und mit diesen in Erde gepflanzt wurden. Meist noch bevor die Wurzelspitze das untere Glasröhrenende passiert hatte, d. h. nach ca. 3 Tagen[2]), wurden die Versuchsobjekte in der bekannten Weise ebenfalls umgepflanzt. Da bekanntlich das Hypokotyl der Lupinenkeimlinge sich streckt, so war zur Vermeidung von Störungen der Versuchsanordnungen nötig, das untere Ende derselben bezw. die Wurzel an dem Boden der Kästen resp. an den Glasröhren zu fixieren, was mittels einer kleinen Portion Gips oder durch Einklemmen von Watte geschah.

Das Resultat war fast stets dasselbe. An dem Teil der Hauptwurzel, der sich in Luft befunden hatte bezw. durch Wachstum daselbst entstanden war, zeigte der größte Teil der Nebenwurzeln eine erhebliche Verkleinerung des geotropischen Grenzwinkels, wobei Abweichungen bis zu 50°, ja ausnahmsweise fast vollständige Vertikalstellung konstatiert werden konnte. Die Ablenkung war meist beim Austritt aus der Mutterwurzel sichtbar, um jedoch

---

1) Bei den später noch zu besprechenden, kräftigeren Wurzeln, z. B. *Phaseolus*, *Faba*, kamen Reagensröhrchen, die oben mit einem durchbohrten Kork verschlossen waren, zur Anwendung.

2) Ein nur wenige Stunden andauernder Zustand sehr starken Welkseins rief keine Wirkung hervor.

allmählich noch zuzunehmen, so daß die betreffenden Nebenwurzeln bogenförmig nach unten gekrümmt waren. Fast alle Nebenwurzeln reagierten ziemlich gleich gut, wobei zu berücksichtigen ist, daß die jüngsten von ihnen während des Aufenthaltes in Luft kaum der Anlage nach vorhanden gewesen sein konnten. Nur die ältesten Nebenwurzeln am Wurzelhals zeigten seltener eine Veränderung. Dies dürfte auf eine geringere Reaktionsfähigkeit der älteren Anlagen zurückzuführen sein, eventuell auch damit zusammenhängen, daß die Anlage dieser Wurzeln auf einen Zeitpunkt fiel, wo sich Wassermangel an jenen Stellen noch nicht fühlbar gemacht hatte. Hatte der Wurzelhals dauernd mit feuchter Erde in Berührung gestanden, so zeigten die Nebenwurzeln daselbst mit Ausnahme einer kurzen Übergangszone normales Verhalten; sie waren dann auch besonders reichlich und kräftig ausgebildet. Die einmal abgelenkten Nebenwurzeln behielten ihre Wachstumsrichtung dauernd bei, jedenfalls wurde eine Rückkehr in die Normalstellung selbst bei über 10 cm langen Wurzeln nicht wahrgenommen.

Während des Aufenthaltes der Wurzeln in Luft machten sich, abgesehen von einigen darauf hinzielenden Spezialversuchen, Welkungserscheinungen in störendem Maße nicht bemerkbar. Die Wurzeln zeigten außer einer unwesentlichen Anschwellung an der Stelle der ursprünglichen Wachstumszone, wie sie nach Mer (I, II) stets bei Änderungen des Mediums eintritt, normales Aussehen. Sie waren ziemlich lebhaft weiter gewachsen und hatten in den 3—4 Tagen eine Längenzunahme von bis zu 9—10 cm erreicht. An den einzelnen Tagen war allerdings die Wachstumsgeschwindigkeit ziemlich ungleich gewesen. Anfänglich kaum unter „normal", nahm sie mit größerer Länge und Zunahme der freien transpirierenden Oberfläche erheblich ab und wäre wahrscheinlich bei weiterer Ausdehnung des Versuchs schließlich ganz auf Null gesunken[1]). Nach Übertragung in Erde wurde das Wachstum der Hauptwurzel wieder sehr schnell und in normaler Weise aufgenommen.

Die somit in jedem Falle vorübergehend eintretende größere oder geringere Wachstumshemmung stellt nun aber einen Faktor dar, der für die Kritik der vorliegenden Versuche von besonderer

1) Die Nebenwurzeln sind in dieser Beziehung nicht so empfindlich und können selbst dann noch auswachsen, wenn der Hauptvegetationspunkt das Wachstum bereits eingestellt hat.

Wichtigkeit ist. Nach früher gesammelten Erfahrungen (Abschn. I) wird bekanntlich durch künstliche Wachstumshemmung der Hauptwurzelspitze, beispielsweise durch den Gipsverband, eine Ersatzreaktion der Nebenwurzeln ausgelöst, die sich durch gleichsinnige Ablenkung nach unten kenntlich macht. Es wird daher der genaue Nachweis zu erbringen sein, daß ein Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen nicht besteht. Die folgenden Versuche geben hierüber Aufklärung.

Mußte es schon bei den bisherigen Versuchen auffallen, daß die Verteilung der abgelenkten Nebenwurzeln in unserem Falle sich auf ein so ungewöhnlich großes Stück des Mutterorgans erstreckte, wie es bei einer Wachstumshemmung in entsprechendem Maße niemals beobachtet wurde, so trat dies noch mehr in solchen Versuchen hervor, wo bei sonst gleicher Versuchsanordnung statt mit 1—2 cm langen Keimwurzeln, von vornherein mit solchen von 5—7 cm Länge gearbeitet wurde. Letztere befanden sich der ganzen Länge nach in Luft und dementsprechend trat auch die Wachstumshemmung schneller ein, so daß sie sich in dem bekannten Zeitintervall von 3—4 Tagen durchschnittlich nur um ca. 2—2,5 cm verlängerten[1]). Das Resultat ergab eine „Reaktionszone" (wenn von einer solchen gesprochen werden darf), die sich bis zu der erheblichen Länge von 5 cm von der ursprünglichen Wurzelspitze aufwärts erstreckte, während nach Analogie der Gips- und Dekapitationsversuche noch nicht einmal 1 cm erwartet werden durfte.

Eine noch bessere Entscheidung ließ sich mittels einer Modifikation des letzten Versuchs treffen, indem nämlich die 5—7 cm langen Wurzeln zuvor um reichlich 1 cm, d. h. um die volle wachstumsfähige Zone dekapitiert wurden, so daß bei ihnen und in gleicher Weise bei den Kontrollpflanzen dieselbe Hemmung vorlag. Das Ergebnis war, daß bei ersteren fast sämtliche Nebenwurzeln steiler standen, während die Kontrollpflanzen, mit Ausnahme der bekannteu, minimalen Ersatzreaktion (S. 561) am dekapitierten Ende keine Veränderung in der Stellung der Seitenwurzeln aufwiesen. Dementsprechend war im ersteren Falle die Ersatzreaktion nicht scharf von der Reaktion der übrigen Nebenwurzeln zu trennen.

Die Kontrollversuche wurden hier wie in allen übrigen Fällen genau wie die Hauptversuche ausgeführt, nur mit dem Unterschiede, daß während des zeitweiligen Aufenthaltes der Wurzeln in Luft auf gleichzeitige reichliche Wasserversorgung geachtet wurde. Hierbei erwiesen sich die Lupinenwurzeln als außerordentlich empfindlich, so daß es anfänglich einige Schwierigkeiten bereitete, die Wasserzufuhr bezw. die Dampfsättigung der Luft ausreichend zu gestalten, um späterhin in Erde völlige Normalstellung der Nebenwurzeln zu erzielen. Im Interesse einer Entscheidung der Frage, inwieweit überhaupt ein spezifischer Einfluß der Luft vorliegt, stellte ich dabei allerdings die wichtige Vorbedingung, daß das bei derartigen Versuchen sonst übliche Benetzen der Wurzeln mit Wasser nicht zur Anwendung kam. In größeren Gefäßen ließ sich z. B. der Wasserdampfgehalt der Luft meist nicht ausreichend hoch genug erhalten, selbst wenn sie vollständig mit feuchtem Fließpapier ausgeschlagen waren, im übrigen aber durch besonders reichliche Bewässerung der die Hypokotyle bezw. die Wurzelbasen umgebenden Erde für entsprechend stärkere Wasserzufuhr gesorgt wurde. Kleinere Gefäße boten

1) Erschwerend kam hinzu, daß die Wurzeln sich bedeutend schwieriger den neuen Bedingungen anpassen konnten.

hierin weniger Schwierigkeiten. Letztere ließen sich aber ganz beseitigen, wenn die Versuche so eingerichtet wurden, daß die Wurzeln, sei es in intaktem oder dekapitiertem Zustande, gleichzeitig $^1/_2$ cm mit ihrem Spitzenteil in Wasser tauchten[1]). Mit Ausnahme der Ersatzwurzeln in der Nähe der Wunde an dekapitierten Exemplaren standen alsdann die Nebenwurzeln vollkommen normal. Blieben die Wurzeln ausnahmsweise dauernd in Luft und entwickelten daselbst ihre Nebenwurzeln, so standen letztere entsprechend der Sachsschen Regel fast genau horizontal.

Die angeführten Tatsachen beweisen also zur Genüge, daß die beschriebene Reaktion nichts mit den Folgeerscheinungen einer Wachstumshemmung zu tun hat. Die Kontrollversuche lehren ferner, daß ein spezifischer Einfluß der Luft nicht in Betracht kommt, sondern nur ein größerer oder geringerer Wassermangel den Ausschlag gibt.

Wurden Lupinenkeimlinge dauernd in trockener Erde kultiviert, so konnte allerdings ein merklicher Unterschied in der Stellung der Nebenwurzeln gegenüber Kulturen in feuchter Erde weder im Sachsschen Sinne, wie schon von früher her feststand, noch im Sinne der oben beschriebenen Reaktion zunächst festgestellt werden. Bezüglich der letzteren braucht dies indessen keineswegs auf einem spezifischen Einfluß des festen Substrates, im Gegensatz zur Luft, beruhen, denn an anderer Stelle beschriebene Kulturversuche in wasserarmem Ton (vgl. S. 583) sprechen für eine ganz analoge Wirkung eines festen Mediums. Der Mißerfolg dürfte vielmehr seine Erklärung in der Schwierigkeit finden, die untere, immerhin extreme Feuchtigkeitsgrenze von Anfang an und auf die Dauer gleichmäßig zu gestalten. Wurde z. B. unter Verhinderung jeglichen Wasserverlustes durch Transpiration fast lufttrockene Erde benutzt, so verwelkten die Pflanzen sehr bald oder es trat zum mindesten sofortiger Wachstumsstillstand ein. War der Wassergehalt des

1) Unter diesen Umständen war späterhin das untere Ende der Wurzeln außerordentlich dicht mit Nebenwurzeln besetzt, wie dies in ähnlicher Weise bereits für die Wurzelbasis festgestellt werden konnte, wenn diese im Gegensatz zu den übrigen Teilen der Wurzel dauernd mit Erde in Berührung gestanden hatte und ursprünglich von jugendlichem Charakter gewesen war. — Im übrigen war die Zahl der Nebenwurzeln bei vorübergehendem Aufenthalt in dampfgesättigter Luft normal, in weniger feuchter Luft dagegen geringer. An ursprünglich jüngeren Strecken der Hauptwurzel konnten sie sogar fast ganz fehlen bezw. bereits vorhandene jüngere Anlagen korrelativ unterdrückt werden, wenn ein größerer Teil der Hauptwurzel dauernd mit feuchter Erde in Berührung gestanden hatte, jene dagegen selbst nur vorübergehend sich in Luft befunden hatten. Letztere konnte dabei sogar einen ziemlich hohen Gehalt an Wasserdampf besitzen (vgl. Noll II, S. 380).

Bodens aber nur um ein geringeres höher, so erreichten die Wurzeln sehr bald eine Länge, die ihrerseits zu neuen Komplikationen insofern Anlaß gab, als entsprechend große Erdvolumina in ihrem Feuchtigkeitsgehalt nicht ausreichend schnell reguliert und gleichförmig gehalten werden konnten.

Unter Vermeidung des letzten Übelstandes konnten trotzdem deutliche Differenzen mit jüngeren Pflanzen, deren Hauptwurzeln auf 1,5—2 cm Länge verkürzt waren, erzielt werden. Diese wurden in mäßig feuchter Erde in der Weise kultiviert, daß einesteils das Hypokotyl und die möglichst von der Samenschale befreiten Kotyledonen über die Erdoberfläche hervorragten und somit der Transspiration ausgesetzt waren, anderenteils die ganze Pflanze sich mehrere cm tief in der Erde befand, bezw. durch Nachschütten von lockerer Erde für die ersten Tage vor der Berührung mit der Außenluft und somit vor Wasserverlust durch Transpiration geschützt waren. Abgesehen von der in beiden Fällen vorhandenen intensiven Ersatzreaktion (vgl. S. 562) standen die Nebenwurzeln in ersterem Falle merklich steiler, als in letzterem. Eine Mitwirkung des Hydrotropismus war im ersteren Falle ausgeschlossen, denn durch wiederholtes Besprengen mit Wasser wurde die obere Erdschicht stets feucht erhalten. — Der Erfolg ist offenbar so zu verstehen, daß durch die Verkürzung der Hauptwurzel die Wasserversorgung an sich schon erschwert war und durch das Hinzutreten der Transpiration direkt Wassermangel entstand. Hinsichtlich der früher beschriebenen Dekapitationsversuche ist dies insofern bemerkenswert, als bei starker Verkürzung der Hauptwurzel das Moment der Wasserversorgung jedenfalls nicht außer acht gelassen werden darf, wenngleich die ihr entsprechende Intensität der Ersatzreaktion in erster Linie inneren Ursachen zugeschrieben werden muß.

Die Annahme, daß die beschriebene Richtungsänderung der Nebenwurzeln durch mangelhafte Wasserversorgung veranlaßt wird, läßt erwarten, daß Kulturen in Lösungen osmotisch wirksamer Substanzen infolge Erschwerung der Wasseraufnahme zu ähnlichem Erfolge führen. Tatsächlich trifft dies auch zu. In analoger Weise stellten sich die meisten Nebenwurzeln steiler zum Horizont gegenüber solchen von Kontrollpflanzen, die während der gleichen Zeitdauer sich in gewöhnlichem Leitungswasser befunden hatten. Als Medium zeigten sich in Übereinstimmung mit Beobachtungen

Reinhardts (S. 8) Lösungen von Rohrzucker denen anorganischer Stoffe, wie NaCl, $NaNO_3$ u. a., wesentlich überlegen. Letztere, obwohl noch relativ am günstigsten, riefen bei der zu den Versuchen notwendigen Konzentration häufig Wachstumsstörungen hervor, die die Zuverlässigkeit der Resultate in Frage stellten.

Die unter Lichtabschluß kultivierten Pflanzen tauchten mit ihren Wurzeln vollständig in die Lösungen ein. Die Kotyledonen und das hypokotyle Glied wurden in möglichst feuchter Atmosphäre gehalten und nach Bedarf durch feuchte Watte oder Erde, namentlich für den Anfang vor zu starkem Wasserverlust geschützt, bezw. mit Wasser versorgt. Der Konzentrationsgrad der Rohrzuckerlösung wurde am besten auf ca. 10—15 % festgesetzt[1]); 5 % war zu gering, 20 % hatte bereits zu starke Wachstumshemmung der Hauptwurzel zur Folge[2]). Ein wenig störender Übelstand war die relativ geringe Haltbarkeit der Zuckerlösung. Da Sterilität praktisch nicht durchführbar war, so wurde nur auf peinlichste Sauberkeit geachtet, im übrigen sicherheitshalber schon im Verlauf von zwei bis drei Tagen die Lösung unter gleichzeitiger Reinigung der Kulturgefäße gewechselt. Gleichzeitig kam mir aber die Beobachtung zustatten, daß die Nebenwurzelbildung in der Lösung nicht abgewartet werden brauchte, was sich naturgemäß stets längere Zeit hinzog. Analog der schon früher festgestellten, frühzeitig erfolgenden inhärenten Induktion trat auch hier eine Art Maximaleffekt bereits nach drei bis vier Tagen ein. Die Pflanzen konnten also unbeschadet des Erfolges nach diesem Zeitpunkt in gewöhnlicher Erde bis zum definitiven Hervorbrechen der Nebenwurzeln weiter kultiviert werden. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß zur Verhütung von Schädigungen der Versuchsobjekte das Umpflanzen nach kurzem Abspülen der anhaftenden Lösung zunächst in relativ trockene Erde erfolgte, deren Wassergehalt erst ganz allmählich auf das normale Maß gebracht wurde. Gelangten die Nebenwurzeln innerhalb der Zuckerlösung zur vollständigen Ausbildung, so beruhte die Ablenkung nicht etwa auf mechanischer Schwerewirkung, wie besonders hervorgehoben sei, denn ihre Festigkeit war stets so groß, daß sie bei nicht zu großer Länge selbst in Luft ihre Stellung zum Mutterorgan nicht veränderten.

Das Resultat war in beiden Fällen das gleiche, der größte Teil der Nebenwurzeln war nach unten abgelenkt, nur in den älteren Teilen war der Erfolg unregelmäßiger, obwohl speziell die in nächster Nähe des Hypokotyls entspringenden Nebenwurzeln, abgesehen von den sog. Extrawurzeln (vgl. S. 562) häufiger fast Vertikalstellung annahmen. In den jüngsten Teilen[3]), namentlich in dem Zuwachs innerhalb der Lösung war allerdings, offenbar als Folge der eigenartigen Wachstumsbedingungen, die Nebenwurzelbildung stärker reduziert.

---

1) NaCl bezw. $NaNO_3$ wurden nur in Lösungen bis zu maximal 1,25 bezw. 0,85 % angewandt, deren osmotische Wirkung durchschnittlich wesentlich hinter der der Rohrzuckerlösung zurückblieb.

2) Nach Reinhardt (S. 11) findet in 20 % Rohrzucker noch Nebenwurzelbildung statt, die jedoch bei 24 %, wie überhaupt bei längerer Andauer von Plasmolyse unterbleibt (vgl. Noll, II, 391, 392).

3) Die Hauptwurzel zeigte z. T. wieder die bekannte Anschwellung (vgl. S. 588).

Da der Neuzuwachs der Hauptwurzeln innerhalb der Zuckerlösung namentlich bei größerer Länge derselben, ziemlich gering war — er betrug in drei bis vier Tagen meist nur ca. 1,5—2 cm — so mußte hier noch mehr als bei den Luft-Versuchen die eventuelle Bedeutung der Wachstumshemmung berücksichtigt werden. Versuche, die in analoger Weise wie dort mit längeren Wurzeln (5—8 cm) in intaktem oder um 1 cm dekapitiertem Zustande ausgeführt wurden, boten jedoch gleichfalls absolut keinen Anhaltspunkt für einen störenden Einfluß dieses Faktors[1]).

Aus den Kulturversuchen in Luft bezw. wasserentziehenden Lösungen und den entsprechenden Kontrollreihen geht mit voller Sicherheit hervor, daß ein spezifischer Einfluß des Mediums an sich als Ursache für die Änderung des geotropischen Verhaltens der Nebenwurzeln nicht in Betracht kommt. Es muß daher zweifelhaft bleiben, ob hierin eine gewisse Parallele zu einer Beobachtung Sachs' (I, S. 444), die später namentlich von Němec (III, S. 89 und II) verfolgt worden ist, gesehen werden kann, wonach invers gestellte Keimwurzeln in Luft bezw. Wasser unter Änderung ihres geotropischen Verhaltens, anstatt wie in Erde sich sofort vertikal abwärts zu krümmen, dauernd plagiotrop schräg abwärts weiter wachsen. Jedenfalls darf als erwiesen betrachtet werden, daß allein, wenn auch in geringem Grade unzureichende Wasserversorgung den Reizanstoß zu der beschriebenen Reaktion gibt. Gewissermaßen empfindet die Pflanze das ungenügende Funktionieren der Wurzel und reagiert in zweckentsprechender Weise dadurch, daß sie die Nebenwurzeln steiler in das Substrat entsendet[2]). Es resultiert hierbei eine im Prinzip ähnliche Reaktion, wie sie auf anderem Wege vermittels einer komplizierten Reizkette, z. B. durch Verlust der Hauptwurzelspitze zustande kommt.

Speziell bei den Kulturversuchen in Luft war die Keimwurzel ihrer Hauptfunktion insofern mehr oder weniger entzogen, als das unbedingt nötige Wasser der Pflanze nur

---

1) Gegenüber Wachstumsstörungen infolge von Giftwirkung oder zu hoher Lösungskonzentration zeigten sich die Nebenwurzeln wiederum (vgl. S. 588, Anm. 1) weit weniger empfindlich als die Hauptwurzeln (vgl. Reinhardt, S. 11). Beispielsweise konnte in 1% NaCl-Lösung, d. h. einer für unsere Zwecke zu niedrigen Konzentration häufig ein, Wachstumsstillstand des Hauptvegetationspunktes konstatiert werden, während die Nebenwurzeln langsam, jedoch ohne wesentliche Richtungsänderung weiter wachsen. Auch hieraus geht der im speziellen Falle geringe Einfluß der Wachstumshemmung hervor.

2) Inwieweit hierdurch beispielsweise die Ökologie der Halophyten und Xerophyten berührt wird, muß weiteren Untersuchungen überlassen bleiben.

durch die oberirdischen Teile bezw. die Wurzelbasis zugeführt wurde. Dies könnte zu der Vermutung Anlaß geben, daß im speziellen die Untätigkeit der Wasserleitungsbahnen innerhalb der Wurzel für den Erfolg verantwortlich zu machen sei. Dies trifft jedoch nicht zu. Beispielsweise wurden analog den früheren Versuchen 7—8 cm lange, intakte oder um 1 cm verkürzte Wurzeln so orientiert, daß ihr Spitzenteil 0,5—1 cm in Wasser tauchte, während der gesamte übrige Pflanzenkörper von ziemlich trockener Luft umspült war[1]). Das den Transpirationsverlust deckende Wasser mußte mithin die Hauptwurzel der Länge nach passieren. Trotzdem fand späterhin, nachdem die Pflanzen in üblicher Weise nach 3—4 Tagen in Erde übergeführt waren, die bekannte Ablenkung statt.

Eingangs war darauf hingewiesen worden, daß sämtliche im vorstehenden Abschnitt mitgeteilten Beobachtungen zunächst nur für *Lupinus albus* Geltung besitzen. Dieselben Versuche wurden auch mit *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba* ausgeführt, jedoch zeigte nur erstere Pflanze ein ähnliches, wenn auch nicht so instruktives Verhalten wie *Lupinus*[2]). *Faba* ließ, soweit Luft- und Erdkulturen in Betracht kamen, keine bestimmten Gesetzmäßigkeiten erkennen, in Rohrzucker waren die Resultate, vielleicht nur scheinbar, günstiger[3]). Offenbar sind die schon erwähnten individuellen Differenzen in den Stellungsverhältnissen der Nebenwurzeln die Ursache des Mißerfolges. Inwieweit den festgestellten Regeln allgemeinere Verbreitung zukommt, werden weitere Untersuchungen zu erweisen haben.

III. Über traumatropische Krümmungen der Seitenwurzeln als Folge von Verletzungen der Hauptwurzel.

Traumatropische Krümmungen werden bekanntlich, wie zuerst von Darwin (S. 164) beobachtet und später von Spalding u. a.

---

1) Bei den dekapitierten Pflanzen waren besondere Vorkehrungen zur Anfeuchtung der Luft überhaupt nicht nötig. Die intakten Pflanzen mußten dagegen vor zu starkem Wasserverlust geschützt werden, da die Wurzelspitze nicht hinreichend Wasser aufsaugte bezw. weiterleitete. Letztere wuchs übrigens trotz der Berührung mit Wasser so gut wie gar nicht weiter, wenn der Wassermangel besonders groß war.

2) Bezüglich der Versuche mit *Phaseolus* sei bemerkt, daß die an der Wurzelbasis bekanntlich sehr frühzeitig zum Durchbruch gelangenden großen Nebenwurzeln sich für unsere Beobachtungen nicht eigneten und meist zur Vermeidung von Störungen entfernt werden mußten. Sie sind so wenig geotropisch empfindlich (vgl. Czapek I, S. 1201), daß, wenn sie z. B. durch mechanische Hindernisse aus ihrer Richtung abgelenkt wurden, sie meist in der neuen Richtung weiter wuchsen, so daß jede Kontrolle über ihre Richtungsbestrebungen verloren ging.

3) *Faba*-Wurzeln vermögen übrigens höhere Lösungs-Konzentrationen zu ertragen als *Lupinus*.

näher festgestellt wurde, an Wurzeln hervorgerufen, wenn deren Spitzen innerhalb einer Zone von ca. 1—2 mm durch Schnitt-, Brand- oder Ätzwunden seitlich verletzt werden. Meist schon nach wenigen Stunden tritt in der Streckungszone eine Krümmungsbewegung nach der von der Wunde abgekehrten Seite ein. Der Ort der Reizperzeption ist der eigentliche Wurzelkörper, speziell das Periblem (Spalding, S. 432, Mac Dougal, S. 320), während die Wurzelhaube nicht beteiligt ist.

Hiervon wohl zu trennen ist eine andere Krümmungsbewegung, die in entgegengesetztem Sinne verläuft und eintritt, sobald die Wachstumszone außerhalb der erwähnten 1—2 mm verletzt wird. Alsdann bildet die Wurzel einen Bogen, inmitten von dessen Konkavseite sich die Wunde befindet. Im Gegensatz zu dem ersten Falle als Beispiel eines typischen Reizvorganges, handelt es sich hier um eine Art „mechanischen" Prozesses, die durch Spannungs- bezw. Wachstumsunterschiede infolge einseitigen Turgorverlustes bezw. von Wachstumsstörungen der verletzten Gewebe verursacht wird.

Beide Krümmungsarten können, wie sich unschwer nachweisen läßt, nicht nur an der Hauptwurzel, mit der bisher hauptsächlich gearbeitet wurde, sondern auch an Nebenwurzeln hervorgerufen werden.

Bei Gelegenheit anderweit besprochener Versuche machte ich die Beobachtung, daß traumatropische Krümmungen an Seitenwurzeln auch dann auftreten können, wenn der sie auslösende Reiz von einer Wunde ausgeht, die räumlich getrennt von ihnen sich an der Hauptwurzel befindet. Der Vorgang ist kurz folgender: Wird eine Keimwurzel außerhalb der Streckungszone[1]) seitlich an einer Stelle, wo noch keine Seitenwurzeln äußerlich erkennbar sind, verletzt, so krümmen sich diese, soweit sie späterhin seitlich an der Wundstelle auswachsen, von der Wundseite fort. Die gleiche Reaktion kann, wenn auch in geringerer Intensität, selbst in einiger Entfernung von der Wunde bis zu 1 cm und noch darüber beobachtet werden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß es sich hierbei um echte traumatropische Krümmungen handelt. Die folgenden Zeilen werden über die Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen Aufschluß geben.

1) Mit Rücksicht auf die nachträglich auftretende, bereits genannte mechanische Krümmung der Hauptachse bleiben Verletzungen der Wachstumszone selbst hier ganz außer Betracht. Über sie wird erst im Abschnitt IV in anderem Zusammenhange berichtet werden.

Als Versuchsobjekte dienten meist ca. 2—6 cm lange Keimwurzeln von *Lupinus albus, Pisum sativum, Zea Mays* und *Vicia Faba*, die zur Erzielung möglichst kräftigen Wachstums ausschließlich in feingesiebter Gartenerde kultiviert wurden. Um das Wachstum der Seitenwurzeln zu fördern, empfiehlt es sich bisweilen, die Keimwurzeln zu dekapitieren, ein Verfahren, das jedoch nur dort zulässig ist, wo es sich um Bestätigung bereits bekannter Tatsachen handelt. Ganz besondere Sorgfalt erheischte die Auswahl des Versuchsmaterials. Nur vollkommen gerade gewachsene Wurzeln durften benutzt werden, eine Bedingung, die meist von in Wasser oder feuchten Sägespänen (soweit sie hier am Platze erhältlich waren) gezogenen Pflanzen nicht erfüllt wurde. Auch das Saatmaterial bot nach dieser Richtung zeitweilig große Schwierigkeiten, so daß beispielsweise im Winter nur wenige Versuche ausgeführt werden konnten. Maßgebend für diese Einschränkungen waren die von Noll (II) beschriebenen Änderungen der Wachstumsrichtung der Seitenwurzeln unter dem Einfluß von Krümmungen der Hauptwurzeln, auf die im Abschnitt IV noch näher einzugehen sein wird. Aus gleichem Grunde wurde auch darauf geachtet, daß nicht nachträglich infolge der Wunde selbst noch solche Unregelmäßigkeiten entstanden. Wie erwähnt, sind diese aber außerhalb der Wachstumszone nicht zu fürchten und kommen höchstens bei sehr starken Verletzungen gelegentlich einmal vor. Schon allein der Widerstand der Erde dürfte auch Krümmungsbestrebungen dieser Art bis zu einem gewissen Grade vereiteln.

Die Reaktionsfähigkeit war bei den angeführten Pflanzen nicht gleich und entsprach ungefähr der ihnen oben gegebenen Reihenfolge. *Lupinus* erwies sich aber noch, wie schon bei früheren Gelegenheiten, infolge des diarchen Baues des Zentralzylinders den übrigen tri- bis polyarchen Wurzeln überlegen und soll daher den folgenden Ausführungen, wo nicht anderes vermerkt, zur Grundlage dienen. Da es nämlich, wie vorweggenommen sei, im wesentlichen auf eine Verletzung des Zentralzylinders ankommt, bietet sich aus der übersichtlichen Anordnung der Phloem- und Xylemelemente der Vorteil, unter möglichster Schonung der übrigen Wurzelgewebe der Wunde die vorteilhafteste Lage zu geben. Entsprechend der zweizeiligen[1]) Anordnung der Seitenwurzeln kam hierfür ausschließlich die Phloemflanke in Betracht, während gleichzeitige Verletzungen des Xylems möglichst vermieden wurden. Bei den anderen Wurzelarten war diese Scheidung naturgemäß nicht durchführbar und mußte dem Zufall überlassen bleiben.

Die Verletzungen selbst wurden am besten in Form von Brandwunden mittels eines heißen, zugespitzten Glasstabes oder Höllensteinätzungen ausgeführt; Stich- und Schnittwunden erwiesen sich weniger geeignet. Die meist punktförmige Wundstelle wurde, wo nicht anderes bemerkt, so klein wie möglich gewählt, um unnötige Zerstörungen der Gewebe zu verhüten, speziell auch, um nicht in der Nähe etwa schon vorhandene Nebenwurzelanlagen selbst zu treffen. Die Wunden wurden nur einseitig angebracht; zwei opponiert

---

1) Streng genommen ist diese Auffassung nach van Tieghem nicht ganz zutreffend. Trotz diarchen Baues des Zentralzylinders stehen die Nebenwurzeln insofern eigentlich in vier Zeilen, als sich an jeden Xylemteil mehr oder minder deutlich nach rechts und links von ihm verschoben je zwei Reihen anschließen. Bei *Lupinus albus* ist nach meinen Erfahrungen diese Verschiebung bezw. vierzeilige Anordnung jedoch nur in größerer Entfernung vom Hypokotyl deutlich sichtbar; an kürzeren Wurzeln, wie sie für unsere Versuche ausschließlich in Betracht kommen, ist sie nur ausnahmsweise zu erkennen und kann zu fehlerhaften Beobachtungen keinen Anlaß geben, zumal die Ablenkung nach der Stellung der übrigen Nebenwurzeln beurteilt wird.

stehende Verletzungen riefen keine Veränderung hervor. Am Schluß jeden Versuches wurde die Ausdehnung und Orientierung der Wunde stets unter dem Mikroskop an Schnittpräparaten genau nachgeprüft.

Angenommen, es sei unter den angegebenen Voraussetzungen eine ca. 5 cm lange Lupinenwurzel auf einer Phloemflanke 2 cm von der Spitze seitlich verletzt worden, so vergingen durchschnittlich 4—7 Tage, bis die Nebenwurzeln hervorbrachen und damit auch das Resultat äußerlich sichtbar wurde. Unter Zuhilfenahme mikroskopischer Präparate ergab sich folgendes Bild. Die Wunde hatte, wie beabsichtigt, nur das Phloem des Zentralzylinders affiziert, dagegen das Xylem sowie die Nebenwurzelanlagen völlig intakt gelassen; dementsprechend war das Wachstum der Nebenwurzeln selbst für gewöhnlich durchaus normal verlaufen. Schon innerhalb des Mutterorgans hatten sich aber diese meist ziemlich energisch von der Wunde fortgekrümmt, ja bisweilen erschien schon die Insertionsstelle am Zentralzylinder in entsprechendem Sinne schief angesetzt. Außen verliefen die Nebenwurzeln ebenfalls mehr oder minder bogenförmig gekrümmt, so daß ihre Spitze bis zu 90^0, ja in extremen Fällen bis zu $^3/_4$ Kreisbogen abgelenkt worden war.

Nicht nur innerhalb der Wundzone sondern auch ober- und unterhalb der Wundstelle waren die Seitenwurzeln traumatropisch gekrümmt und zwar um so schwächer, je weiter sie von jener entfernt waren. Bemerkenswerterweise verlief jedoch die Ablenkung für gewöhnlich nicht in der Verlängerng der direkten Verbindungslinie zwischen Wunde und Wurzelansatz, d. h. strahlenförmig von der Wundstelle fort, sondern die Nebenwurzeln waren meist ohne wesentliche Veränderung ihres Neigungswinkels zum Lot seitlich in horizontaler Richtung von der Wundflanke abgebogen. Ferner konnte eine ungleiche Fortleitung des Reizes innerhalb der Hauptwurzel festgestellt werden. Basipetal erstreckte sich die Wirkungszone nur auf ganz wenige Millimeter, so daß hier nur wenige oder gar keine abgekrümmten Nebenwurzeln angetroffen wurden. Akropetal ließ sich dagegen die Reaktion stets in einer Entfernung von $^1/_2$—1 cm, in ganz extremen Fällen sogar bis zu mehreren Zentimentern verfolgen. Der Grad der Krümmung war naturgemäß von der Individualität der einzelnen Nebenwurzeln abhängig, so daß innerhalb desselben Reizfeldes sich gelegentlich auch vereinzelte, nicht reagierende Wurzeln fanden. Dementsprechend war die Grenze des Reizfeldes bezw. der Reaktionszone nur annähernd festzustellen. Bisweilen konnte überhaupt jeder Erfolg ausbleiben.

Die Größe der Wunde ist von wesentlichem Einfluß auf die Intensität der Reaktion. Mikroskopische Querschnittsbilder durch die Wundzone lassen sogar eine gewisse Parallele zwischen dem Vernarbungsprozeß an der Hauptwurzel und der traumatropischen Ablenkung der Nebenwurzeln erkennen, die als Beweis für die Reiznatur des ganzen Vorganges gelten kann. In beiden Fällen tritt eine Art Maximaleffekt ein, wenn ein größeres Stück des Zentralzylinders verletzt wird, d. h. im speziellen Beispiel von *Lupinus* ein Phloemteil unter geringer Affizierung der angrenzenden Xylemgruppen. Nicht wesentlich geringer ist der Erfolg, wenn nur das Phloem oder selbst nur das Perikambium bezw. die Endodermis allein verwundet wird, mithin die Wunde gerade noch den Zentralzylinder streift. Auch hier ist der Wundheilungsprozeß sehr intensiv. Besonders instruktiv ist aber die Wirkung von Wunden, die ausschließlich die Rinde treffen, den Zentralzylinder dagegen völlig intakt lassen. Werden von der äußeren Rinde nur wenige Zelllagen verletzt, so tritt keine traumatropische Reaktion ein; aber auch der Vernarbungsprozeß entspricht einem Minimum: Nur die nächstgelegenen Zellen strecken und vergrößern sich in der Richtung nach der Wunde, Zellteilungen finden dagegen wenig oder gar nicht statt (Hypertrophie nach Küster, S. 65). Dringt jedoch die Wunde bis in die Nähe des Zentralzylinders vor, so zwar, daß noch verschiedene (1—6) Zellagen der inneren Rinde intakt bleiben, so setzt sofort in diesen ein reger Wundheilungsprozeß unter reichlicher Zellteilung ein (Hyperplasie, Küster, S. 153), der meist auch auf das Perikambium, eventuell auch die Endodermis übergreift, ja in ersterem häufig schon früher als den angrenzenden Rindenzellen beginnt[1]). Mit diesem Moment, d. h. mit der Wundreaktion des Perikambiums ist das Auftreten der traumatropischen Reaktion der Nebenwurzeln eng verknüpft. Letztere stellt sich also ein, wenn der Zentralzylinder selbst verletzt wird oder ein von der verletzten Rinde ausgehender Wundreiz das Perikambium so stark affiziert, daß in diesem, wenn auch nur wenige Wundteilungen entstehen. Offenbar spielt auch im ersteren Falle das Perikambium die Hauptrolle.

Mit den vorstehenden Ausführungen in Einklang stehen einige weitere Beobachtungen. Wie schon festgestellt wurde, sind mechanische Verletzungen durch Stich und Schnitt nicht so

1) Vgl. Lopriore (II, S. 253).

wirkungsvoll als Brand- und Ätzwunden. Erstere verheilen aber auch bekanntlich weit leichter und schneller als jene und zwar unter geringerem Aufwand von Zellteilungen. Letztere sind, wie ich mich unter dem Mikroskop überzeugen konnte, nur auf die der Wunde nächsten Zellagen lokalisiert, so daß der Wundreiz offenbar nicht nur zeitlich, sondern auch räumlich ziemlich eng begrenzt bleibt. Im Gegensatz zu den Brand- und Ätzwunden fehlten auch meist größere Partien abgestorbenen, braungefärbten Gewebes. Die Annahme Küsters (S. 188), daß bei dem Wundreiz Zersetzungsprodukte der toten Zellelemente mitwirken, erscheint hiernach wohl berechtigt.

Es ist ferner nicht gleichgültig, ob der Zentralzylinder von einem Quer- oder Längsschnitt getroffen wird. Ist schon nach früherer Angabe im ersten Falle die traumatropische Wirkung nicht besonders groß, so fehlt sie im zweiten Falle häufig ganz. Dies ist insofern verständlich, als auf die gleiche Querschnittszone bezogen der erst genannte Verwundungsmodus viel mehr Zellen des Perikambiums bezw. des Zentralzylinders tangiert als der zweite. Für die Fortleitung des Reizes in der Längsrichtung ist dieser Umstand ebenfalls maßgebend, da angenommen werden muß, daß jene in Anbetracht der Längsstreckung der Zellelemente des Zentralzylinders um so leichter vonstatten geht, je mehr Zellreihen sich daran beteiligen bezw. traumatisch affiziert sind.

Als Ort der Reizperzeption ist somit in erster Linie, wenn auch vielleicht nicht ausschließlich, das Perikambium zu bezeichnen. Es bleibt die Frage zu erörtern, auf welchen Bahnen der Reiz bis zur Nebenwurzel gelangt. Da bekanntlich die ersten Anlagen der Nebenwurzeln aus dem Perikambium hervorgehen, so ist die Annahme naheliegend, daß dieses auch die Fortleitung des Reizes übernimmt. Sicher wird wohl aber auch mit der Mitwirkung anderer Zellelemente des Zentralzylinders, speziell des Phloems zu rechnen sein, denn namentlich in bezug auf die Reizleitung in der Längsrichtung erscheinen die relativ kurzen Perikambiumzellen gegenüber der langgestreckten Form jener Zellelemente als nicht so geeignet. Die bessere Leitfähigkeit des Reizes in akropetaler Richtung steht übrigens im umgekehrten Verhältnis zu den diesbezüglichen Eigenschaften des Wurzelmeristems; in diesen wird nach Němec (IV, S. 46) der Wundreiz in basipetaler Richtung leichter fortgeleitet.

Zum Studium der Ausbreitung der Reaktion in der Querrichtung eignen sich die tri- bis pentarchen Wurzeln von *Pisum* und *Faba* meist noch besser als *Lupinus*. Unter sonst gleichen Vor-

aussetzungen (vgl. S. 597) sieht man dort die stärkste Ablenkung an den, von der Wunde aus betrachtet, auf den Flanken der Hauptwurzeln inserierten Nebenwurzeln und zwar, wie es scheint, auf der hinteren Hälfte augenfälliger als auf der vorderen. Bemerkenswert ist jedoch, daß, wie schon früher angedeutet, die Krümmungsrichtungen bei den einzelnen Nebenwurzeln, sofern sie einer anderen Querzone als die Wunde angehören, nicht strahlenförmig nach allen Seiten divergieren, vielmehr die Ablenkung meist seitlich ohne wesentliche Änderung des Neigungswinkels zum Horizont von der Wundflanke fort stattfindet. In extremer Weise tritt dies hervor, wenn eine Xylemflanke der Hauptwurzel von der Wunde getroffen wird, was übrigens bei entsprechender Modifikation des Versuches auch für *Lupinus* gilt. An den Nebenwurzeln derselben Orthostiche ist alsdann naturgemäß eine seitliche Ablenkung überhaupt nicht zu erwarten, aber auch in vertikaler Richtung tritt eine traumatropische Reaktion äußerst selten ein. Nur wenn ganz dicht unterhalb der Wunde eine Nebenwurzel entspringt – ein übrigens seltener Fall[1]) — kann diese etwas steiler zum Horizont stehen. Ganz anders liegen aber die Verhältnisse dicht oberhalb der Wunde. Hier finden sich sehr häufig Nebenwurzeln, die nach unten, d. h. scheinbar nach der Wunde zu abgelenkt sind. Dabei handelt es sich indessen um die schon früher beschriebene „Ersatz“reaktion, die mit unserem Fall nichts zu tun hat, zum mindesten aber vermöge ihrer größeren Energie ihr entgegenstehende traumatropische Krümmungsbestrebungen umkehren mußte.

Zur Erklärung dieses eigenartigen Verhaltens werden vor allem die geotropischen Eigenschaften der Nebenwurzeln berücksichtigt werden müssen, die jeder Einwirkung, den Neigungswinkel zum Erdradius bezw. zur Hauptachse zu verändern, Widerstand entgegensetzen. Da die Nebenwurzeln bezw. deren Anlagen niemals selbst verletzt wurden, so blieben jene Richtkräfte auch dauernd wirksam und unverändert. — Im Gegensatz hierzu tritt bei den typischen traumatropischen Krümmungen, wie sie durch seitliche Spitzenverletzung von Hauptwurzeln erzielt werden, nach Czapek (II, S. 202) und Němec (VI, S. 336) gleichzeitig zeitweilige Schwächung bezw. Unterdrückung der geotropischen Sensibilität ein, was für den Ausgang der Reaktion naturgemäß von Bedeutung

1) Vgl. S. 574, Anm. 2.

ist. — Je nachdem der Krümmungsimpuls direkt in vertikaler oder schräg seitlicher Richtung wirkt, wird er daher mehr oder minder ganz bezw. zum mindesten seine Vertikalkomponente nach dem Parallelogramm der Kräfte aufgehoben, so daß nur die Horizontalkomponente übrig bleibt. Allerdings müßte sich der letzteren jene noch etwas hypothetische, radial nach außen wirkende Richtkraft entgegenstellen, die von Noll (I) als Exotropie beschrieben, jedoch von Czapek (I, S. 1206) bestritten wird[1]). Wenn nicht direkt gegen ihre Existenz, so spricht günstigenfalls nur für einen kaum nennenswerten Einfluß der Exotropie der Umstand, daß in unserem Falle eine Ausgleichs- bezw. eine Rückkrümmung der seitlich abgelenkten Nebenwurzeln in die Radialrichtung mit ganz verschwindenden Ausnahmen nicht stattfand (vgl. S. 618). Diese Ausnahmen lassen sich aber eventuell ebensogut auf autotropische Ausgleichsbestrebungen zurückführen.

Für den Fall, daß Wunde und Nebenwurzeln der gleichen Orthostiche angehören, d. h. über- bezw. untereinander stehen, erwachsen der Fortleitung des Wundreizes in direkt vertikaler Richtung wahrscheinlich außerdem noch dadurch Schwierigkeiten, daß infolge des beiden vorgelagerten Xylems für die Reizleitung nur wenige Zellen disponibel bleiben. Ob übrigens der Reiz in der Längs- und Querrichtung verschieden schnell fortgeleitet wird, wie dies Němec (IV, S. 66) für das Wurzelmeristem beobachtet hat, konnte nicht entschieden werden.

Die bisher angeführten Beobachtungen knüpften an den bestimmten Spezialfall an, wo nämlich die Wunde an einer kürzeren Wurzel ca. 2 cm von der Spitze angebracht worden war. Durch das Alter der Wundstelle bezw. der Nebenwurzelanlagen wird indessen das Resultat nicht unwesentlich modifiziert. Solange diese Anlagen noch in der Entstehung begriffen oder ganz jung und äußerlich wenig erkennbar sind, erfolgt die Reaktion in der bisherigen optimalen Form. Es entspricht dies ungefähr einer Entfernung der Wunde bis zu 4 (5) cm von der Spitze — die Wachstumszone selbst bleibt hier aus bekannten Gründen unberücksichtigt. — Sind die Anlagen an der Wundstelle jedoch in ihrer Entwicklung weiter fortgeschritten und treten womöglich als Anschwellungen äußerlich hervor, so ergeben sich selbst bei größeren Wunden gradatim immer

1) Vgl. Brueck, S. 32.

unregelmäßigere Resultate. Seitliche Krümmungen fehlen in dem bisherigen Sinne schließlich ganz oder sind auffälligerweise häufig in nicht unbeträchtlichem Maße der Wunde zugekehrt, so bald die Wunde besonders ausgedehnt war. Entsprechend nimmt auch die Reizleitung ab, so daß reagierende Nebenwurzeln, ganz gleichgültig in welcher Richtung die Ablenkung erfolgt, zuletzt nur noch in nächster Nähe der Wunde oder in ganz geringer Entfernung akropetal verschoben vorkommen.

Die Abnahme des Reaktionserfolges mit dem Alter der Anlagen erscheint znnächst auffallend. Da nach Spalding eine traumatropische Krümmung nach direkter Verletzung der Wurzelspitze bereits innerhalb weniger Stunden einsetzt, sollte anzunehmen sein, daß in unserem Falle eine Nebenwurzelanlage um so besser reagiert, je schneller sie dem Reizimpulse zu folgen vermag. Während an den ganz jungen Stellen meist 4—7 (8) Tage[1]), an den älteren aber nur 1 – 2 Tage bis zum Hervorbrechen der Nebenwurzeln vergehen, müßte somit in letzterem Falle eine kräftigere Reaktion erwartet werden.

Zur Erklärung dieses Umstandes kommen verschiedene Punkte in Betracht. Ich möchte zunächst anknüpfen an die zuletzt erwähnten Krümmungen der Seitenwurzel nach der Wunde hin, wie sie bei stärkerer Verletzung älterer Stellen auftreten. Da solche Wurzeln, wie schon angedeutet, keineswegs immer in direktem Kontakt mit der Wunde stehen, so können auch mechanische Ursachen als Folge der Spannungsänderungen des Rindengewebes an den Wundrändern jedenfalls nicht immer maßgebend sein. Sie werden aber ohne weiteres verständlich, wenn die Frage aufgeworfen wird, inwieweit überhaupt die traumatropische Ablenkung der Nebenwurzeln mit etwaigen durch die Wunde veranlaßten Ernährungsstörungen im Zusammenhang steht. Gerade bei der Zukrümmung ist dies nämlich ganz offensichtlich der Fall. Der Zentralzylinder zeigte zurzeit, als die Wunde angebracht wurde, noch kein sekundäres Dickenwachstum, dagegen schon weitgehende Differenzierung der Leitelemente. War nun beispielsweise der eine Siebteil einer Lupinenwurzel erheblicher verletzt worden, so wurde damit auch die Zufuhr plastischen Materials einseitig gestört, was sich um so fühlbarer machen mußte, als der Stoffverbrauch der gerade im Beginn der

1) Unter ausschließlicher Berücksichtigung der Krümmungen im Innern der Hauptwurzelrinde würden sich diese Zahlen um ein weniges reduzieren.

Streckung stehenden Nebenwurzel ein besonders hoher sein dürfte. Einseitig schlechtere Ernährung und entsprechend einseitige Wachstumshemmung der daneben bezw. akropetal sich anschließenden Nebenwurzeln, soweit sie mit dem betroffenen Phloemteil in Konnex stehen, folgt hieraus mit notwendiger Konsequenz und kommt in einer Zukrümmung der Nebenwurzel nach der Wundflanke zum Ausdruck, wie überhaupt deren Gesamtwachstum geschwächt erscheint.

An jüngeren Stellen der Hauptwurzeln spielen diese Verhältnisse von vornherein nur eine kleinere Rolle, insofern als die Differenzierung der einzelnen Gewebe noch nicht soweit vorgeschritten ist und der Defekt eventuell bis zum Hervorbrechen der Nebenwurzeln zum Teil repariert werden kann. Wenn trotzdem aber die Krümmung selbst bei stärkeren Wunden nach der entgegengesetzten Seite erfolgt, so ist dies ein Beweis, daß nicht Ernährungsstörungen sondern spezifische Reizvorgänge als Ursache in Betracht kommen[1]). Dies geht noch daraus hervor, daß bei mehrstrahligen Hauptwurzeln auch solche Seitenwurzeln sich negativ traumatropisch krümmen, die nicht direkt Anschluß an einen verletzten Phloemstrang haben. Aber auch an älteren Stellen wird, abgesehen von dem extremen Falle einer Zukrümmung zur Wunde, der nur schwache Ausfall der negativ traumatropischen Reaktion durch Ernährungsstörungen für gewöhnlich zum kleinsten Teil bedingt; dies geht daraus hervor, daß Wunden, die den Zentralzylinder in der üblichen Weise nur wenig oder überhaupt nicht direkt angreifen, ganz erfolglos bleiben.

Tatsächlich kommt für eine Erklärung noch ein zweites Moment hinzu, nämlich besondere Verhältnisse, die die Perzeptionsfähigkeit für den Wundreiz an älteren Stellen nicht unwesentlich beschränken. Bezüglich der schon früher festgestellten Parallele zum traumatropischen Ablenkungsvorgange fällt besonders die außerordentlich geringe Regenerationsfähigkeit des Rindengewebes auf. Ätzwunden, die bis zur Berührung der Endodermis nach innen vordringen, rufen weder in der inneren, noch äußeren Rinde wesentliche Veränderungen hervor[2]). Das Perikambium bleibt unter solchen Umständen meist völlig passiv. Hierbei spielt die Funktion der, im Gegensatz zu

---

1) Es sei bemerkt, daß überall, wo es sich um Verletzungen des Phloems handelt, selbst bei stärkeren Wunden eine „Ersatzreaktion“, d. h. Ablenkung nach unten, relativ selten eintritt (vgl. S. 574).

2) Die Behauptung Massarts (S. 50), daß außerhalb der Wachstumszone die Rinde gegenüber Verwundungen nicht mehr zu reagieren vermag, ist bereits von Lopriore (II, S. 263) als unzutreffend zurückgewiesen worden. Meine Beobachtungen bestätigen

unserem früheren Beispiel, jetzt fertig ausgebildeten Endodermis als „Schutzscheide“ eine nicht unwesentliche Rolle. Auf Querschnitten war häufig zu beobachten, daß sich die Ätzwirkung an der Peripherie des Zentralzylinders nach beiden Seiten tangential ausdehnte, jedoch infolge der Verkorkung der Endodermiszellwände weder in diese selbst einzudringen noch in ihr bezw. dem angrenzenden Perikambium Veränderungen hervorzurufen vermochte. Wurde dagegen die Endodermis gleichfalls zerstört, so traten in den benachbarten Geweben des Zentralzylinders reichliche Wundteilungen auf, die aber meist nur auf die allernächste Umgebung lokalisiert blieben.

Erwachsen somit der Perzeption des Wundreizes im Perikambium infolge der besonderen Eigenschaften der Rinde und der Endodermis Schwierigkeiten, so macht sich auch das Alter und die Beschaffenheit der Nebenwurzelanlagen in gleichem Sinne geltend. Solange diese sich in den ersten Entwicklungsstadien befanden, war es erklärlich, daß der Reiz ohne Schwierigkeit zu dem Meristem, das ja gewissermaßen noch einen Teil des Perikambiums darstellte, gelangen konnte. Die älteren Anlagen dagegen zeigen bereits annähernd die Form einer normal differenzierten Wurzelspitze. Für sie gelten naturgemäß die bekannten, von Spalding angegebenen Regeln, d. h. nur eine direkte Verletzung der äußersten Spitze vermag eine Reizkrümmung auszulösen. Dies traf in unseren Versuchen aber niemals zu und war bekanntlich mit Absicht vermieden worden.

Nach allem läßt sich also feststellen, daß der geringe traumatropische Erfolg von Wunden an älteren Wurzelstellen der Hauptsache nach bedingt ist durch Verhältnisse, die die Fortleitung des Reizes nach dem die Reaktion ausführenden Teil der Nebenwurzel ungünstig beeinflussen, die Reaktionsfähigkeit selbst dürfte sich nur unwesentlich mit dem Alter verändern, denn selbst ausgewachsene Nebenwurzeln vermögen, wie eingangs erwähnt, sich traumatropisch zu krümmen, wenn sie an der Spitze verletzt werden.

Es war früher schon konstatiert worden, daß an jungen Stellen der Hauptwurzel angebrachte Wunden selbst dann traumatropische Krümmungen der Nebenwurzeln auslösen, wenn die letzteren daselbst, wie z. B. kurz hinter der Wachstumszone, ursprünglich kaum

dies durchaus. Anderseits kann es aber nach obigem auch nicht überraschen, daß die Nebenwurzeln beim Durchbruch durch die Hauptwurzelrinde in dieser keine Wundteilungen mehr hervorrufen, wie es Olufsen (S. 278) als besonders bemerkenswert hinstellt.

der Anlage nach vorhanden gewesen waren. Entsprechend der inzwischen weitergehenden Entwicklung erfolgt die Reaktion selbst aber erst nach 4—7 (8) Tagen und zeigt somit den Charakter einer typischen Nachwirkung. Wie ist dieser Vorgang zu verstehen? Entweder liegt eine frühzeitige Induktion des Meristems der Nebenwurzelanlagen vor, die sich bis zum Eintritt der Reaktion latent erhält, oder aber der Wundreiz selbst wirkt kontinuierlich. Zweifellos ist die Frage in ersterem Sinne zu entscheiden, denn einige Tage vor dem Sichtbarwerden der Nebenwurzeln wurde erfahrungsgemäß der Reiz überhaupt nicht mehr perzipiert. Außerdem vernarben kleinere Verletzungen, wie sie sich bei diesen Versuchen noch als wirksam erwiesen, so schnell, daß von einem anhaltenden Wundreiz nicht die Rede sein kann.

Die soeben angeschnittene Frage beansprucht insofern ein weitergehendes Interesse, als sie in gleicher Formulierung bereits von Spalding (S. 438) in bezug auf die bekannten traumatropischen Krümmungen bei direkter Verletzung der Wurzelspitze aufgestellt und von Burns und Němec (VI, S. 350) allerdings mit verschiedenem Resultat behandelt worden ist. Wenn nach Spalding Keimwurzeln sofort nach seitlicher Verletzung der Spitze in einen Gipsverband eingeschlossen werden, führen sie trotzdem, sobald nach ca. acht Tagen der Verband entfernt wird, traumatropische Krümmungen aus. Um allein die Krümmung, jedoch nicht das Wachstum zu verhindern, ließ Burns die Wurzeln sofort nach der Operation durch enge Glasröhren wachsen, aber selbst nach einer Längenzunahme von 6 cm trat bei Austritt aus der Röhre, d. h. nach mehreren Tagen der gleiche Krümmungserfolg ein. Unter gleichzeitiger Berücksichtigung anatomischer Untersuchungen schließt Burns daraus, daß, solange die Wunde noch nicht vernarbt ist, ein dauernder traumatischer Reiz von ihr ausgeht.

Diese Schlußfolgerung ist jedoch, wie schon Němec (VI, S. 351) mit vollem Recht betont, durchaus nicht bindend, denn eine länger andauernde Induktion kann insofern sehr wohl in Betracht kommen, als bei der späteren Krümmung tatsächlich noch direkte Nachkommen der ursprünglich in Reizzustand gesetzten Meristemzellen in der Streckungszone mitwirken. Němec kommt auf Grund von eingehenden Versuchen, die zum Teil von mir mit gleichem Erfolge wiederholt wurden, zu dem offenbar richtigen Resultat: „daß der traumatische Reiz schon vor einer völligen Regeneration verschwindet und zwar etwa gleichzeitig mit dem Einsetzen der spe-

zifischen Vernarbungs- oder Regenerationsprozesse". Hiermit steht es z. B. im Einklang, daß nach meinen Erfahrungen auf dem Klinostaten, wo störende Gegenwirkungen des Geotropismus ausgeschlossen sind, die traumatropischen Krümmungen bereits nach ca. 24 (selten 36) Stunden ihr Maximum erreichten. Im Gegensatz zu Burns zieht Němec (VI, S. 354) den weiteren Schluß, „daß infolge einer einseitigen Verwundung des Wurzelmeristems die motorische Zone der Wurzel mit einem Impuls zur Krümmung geladen wird, welcher jederzeit, wo der Wurzel die Krümmung ermöglicht wird, die Reaktion ohne weitere Zuleitung eines Reizes von der Wunde herbeiführen kann". Diesem Satz entsprechen vollkommen die hier an Nebenwurzeln gemachten Beobachtungen.

IV. Zur Erklärung des von Noll beschriebenen Einflusses von Wurzelkrümmungen auf Wachstum und Orientierung der Seitenwurzeln.

Mehrfach schon hatte sich Gelegenheit geboten, auf die eigenartigen Wachstumsverhältnisse der Nebenwurzeln an gekrümmten Strecken des Mutterorgans hinzuweisen, die von Noll (II) entdeckt und näher beschrieben worden sind. Bekanntlich handelt es sich darum, daß an den betreffenden Stellen die Nebenwurzeln auf der Konvexseite besonders gefördert, auf der Konkavseite mehr oder minder unterdrückt werden, auf den beiden Flanken dagegen sich nach der Konvexseite, d. h. nach außen krümmen. Es ist gleichgültig, welcher Art die Krümmung ist, ob mechanischen oder tropistischen Ursprungs, nur gilt als Voraussetzung, daß die gekrümmte Wurzelstrecke ursprünglich frei von Nebenwurzelanlagen war. Ohne Schwierigkeit kann man sich durch Nachprüfung mit dem verschiedenartigsten Material von der Richtigkeit dieser Tatsachen überzeugen.

Noll (II, S. 390) hat sich bemüht, dieselben Erscheinungen auch auf anderem Wege experimentell hervorzurufen und zwar unter besonderer Berücksichtigung der Gewebespannungen, ohne jedoch zu einem positiven Resultat zu gelangen. Mangels einer anderen Erklärung und mit Rücksicht auf das Vorkommen der gleichen Gesetzmäßigkeiten bei einzelligen, nicht gewebebildenden Organismen glaubte er daher der Pflanze ein besonderes Empfindungsvermögen für ihre eigenen Formverhältnisse zuschreiben zu müssen, das er Morphästhesie nennt, indem er hierunter gleichzeitig die

bekannten Erscheinungen der Exotrophie, Rektipetalität usw. zusammenfaßt.

Die Frage, ob es nicht doch möglich sei, die soeben genannten Wachstumsvorgänge auch unabhängig von Krümmungen der Hauptwurzel experimentell hervorzurufen, nahm für mich greifbarere Gestalt an, als ich im Anschluß an den Abschnitt III Versuche mit einseitiger Verletzung der Hauptwurzel innerhalb der Wachstumszone ausführte. Gelingt es nämlich, die unter gewöhnlichen Verhältnissen als Folge der Wunde sich stets einstellenden Krümmungen der Hauptachse zu vermeiden, so sieht man gegenüber der Wunde stets ein oder mehrere Nebenwurzeln besonders kräftig ausgebildet, während sie seitlich von der Wunde nach jener Seite, d. h. von der Wunde fort abgelenkt sind; es entstehen also an dieser Stelle Bilder, die im Prinzip den von Noll beschriebenen durchaus entsprechen. Trotz der unter ganz ähnlichen Bedingungen von Noll erzielten, negativen Resultate drängte sich mir die Vermutung auf, daß sämtliche Erscheinungen auf gleichen Ursachen beruhen müssen. Im folgenden soll dieser Gedanke näher geprüft, sowie des weiteren über einige andere Versuche berichtet werden, die etwa zur Lösung der Frage beitragen können.

1. Die Wirkung und Bedeutung seitlicher Wunden.

Die sich mit der Wirkung einseitiger Wunden beschäftigenden Versuche haben einige Ähnlichkeit mit den im Abschnitt III beschriebenen. Die Verletzungen wurden meist einzeln als punktförmige Ätz-, Brand- oder Schnittstellen unter Anwendung von Höllenstein bezw. eines heißen, zugespitzten Glasstabes oder als leichte Quer-, seltener Längseinschnitte angebracht. Querschnitte fanden jedoch die häufigste Verwendung, da sie schon allein ihrer scharfen Begrenzung wegen sich als besonders geeignet erwiesen, wie überhaupt die Ausdehnung und Tiefenabmessung der Wunde an mikroskopischen Quer- und Längsschnittpräparaten stets nachgeprüft wurde. Zur Regulierung der Schnittiefe wurde die Messerklinge, in ähnlicher Weise wie Noll (II, S. 391) angibt, mit einer Hemmleiste aus Paraffin oder Siegellack versehen. Wenngleich es aus später zu nennenden Gründen darauf ankam, die Wunde so klein wie möglich unter strenger Schonung des Zentralzylinders zu wählen, zeigte es sich für den Erfolg als unwesentlich, ob dieser verletzt wurde oder nicht. In letzterem Falle konnten allerdings, wie von früher her bekannt, Wundteilungen leicht auch im Perikambium eintreten,

doch ist selbst dies, wie besonders hervorgehoben werden muß, zum Erfolge durchaus nicht notwendig. Diese Bedingung wird namentlich von Wunden erfüllt, die ca. $^1/_4$—$^1/_2$ der Rindendicke einnehmen. Im übrigen braucht, wie es scheint, die Verletzung um so kleiner zu sein, je jünger die betreffende Wurzelstelle ist.

Für gewöhnlich wurde der Abstand der Wunde von der Wurzelspitze $^1/_2$—1 cm, selten zum Vergleich etwas größer gewählt. Näher an die Spitze heranzugehen, war deshalb nicht empfehlenswert, als abgesehen von sonstigen Komplikationen durch die nachträgliche Streckung der Wundstelle störende Anomalien im anatomischen Bau der Wurzel entstanden. Als Versuchsmaterial dienten die mehrstrahligen Keimwurzeln von *Faba* und *Pisum*, vor allem aber die diarchen Lupinenwurzeln. Bei letzteren war naturgemäß das Resultat von der Lage der Wunde abhängig, je nachdem die beiden Nebenwurzelreihen seitlich von dieser oder mit ihr in derselben Medianebene lagen. Im ersten Falle konnte nur die Ablenkung, im zweiten Falle nur die Förderung der Nebenwurzeln beobachtet werden [1]).

Der wichtigste Teil der Versuchsanordnung galt der Verhütung von Krümmungen der Hauptwurzel. Nach Spalding (S. 424) tritt bekanntlich im Gegensatz zu der echten traumatischen eine sogen. „mechanische“ Krümmung ein, sobald die Wachstumszone außerhalb des 1—2 mm langen Spitzenteils verletzt wird. Auch diese Krümmung, auf deren Konkavseite die Wunde liegt, ruft, wie man sich leicht überzeugen kann, die beschriebenen Wachstumseigentümlichkeiten der Nebenwurzeln hervor und zwar bemerkenswerterweise in gleichem Sinne, wie wenn sie künstlich verhindert wird. Um daher keinen Täuschungen zu verfallen, war die peinlichste Sorgfalt bei der Kontrolle der Wurzeln nach Schluß des Versuches nötig.

Bei Anbringung eines einzelnen leichten Querschnitts genügte häufig schon der Widerstand des Kulturmediums, um eine Auswahl vollkommen gerade gebliebener Wurzeln späterhin treffen zu können, vorausgesetzt, daß die Objekte unverzüglich nach der Operation unter Benutzung vorgebohrter Löcher in Erde gesetzt und diese vorsichtig festgedrückt wurde. Offenbar durch den Druck der beiden Wundränder konnte sogar gelegentlich eine minimale Krümmung nach der entgegengesetzten Seite eintreten, so daß die Wunde auf der Konvexseite stand, was für die Beurteilung der Versuchsresultate eher günstig als schädlich war. Brand- und Ätzwunden waren unter gleichen Umständen nicht zu verwerten; ihre größere Flächenausdehnung rief zu energische Krümmungsbestrebungen hervor.

---

1) Über die anatomischen Verhältnisse der Lupinenwurzeln vgl. S. 572.

Sicherer gelangte ich zum Ziel unter zeitweiliger Anwendung mechanischer Hilfsmittel, die ohne das Längen- und Dickenwachstum zu behindern, seitliche Krümmungen ausschlossen. Besonders gut bewährten sich einige cm lange Strohhalmstücke, in welche die Wurzelspitze sofort nach der Operation gesteckt wurde. Mit diesem Verbande blieben die Objekte 2—3 Tage in Erde, um späterhin nach Entfernung derselben in normaler Weise (in Erde) weiter kultiviert zu werden. Vorsicht beim Umpflanzen war jedenfalls noch geboten, obwohl zu diesem Zeitpunkt die Spannungstendenzen sich für gewöhnlich ausgeglichen hatten, und nachträgliche Formänderuugen infolge des vorgerückten Alters der betreffenden Stellen sowieso keinen Einfluß mehr hätten ausüben können. Die Verbanddauer noch weiter auszudehnen, war im Interesse einer Verhütung von Druckschäden nicht rätlich. Strohhalme haben vor Glasröhren den Vorzug, daß sie der Dickenzunahme der Wurzeln elastisch etwas nachgeben, event. auch von diesen der Länge nach gesprengt werden, was ihrer Hauptfunktion jedoch keinen Abbruch tut, da abgesehen von ihrem faserig-festen Gefüge der Widerstand des umgebenden Erdreichs ganz erheblich mitwirkt[1]. Im Gegensatz zu Glasröhren können sie daher von Anfang an so dünn gewählt werden, daß tatsächlich jede, selbst die geringfügigigste Krümmung verhindert wird. Nur ein kleiner Übelstand macht sich dabei in bezug auf die Beobachtung seitlicher Ablenkungen der Nebenwurzeln bemerkbar. Ähnlich wie bei partieller Berührung mit Luft (vgl. S. 590, Anm. 1) fällt die spätere Nebenwurzelbildung an den Verbandstellen relativ spärlich aus, so daß die Quantität des Beobachtungsmaterials zu wünschen übrig ließ. Im Gegensatz hierzu hebt sich die lokale Förderung der Nebenwurzeln auf der der Wunde entgegengesetzten Seite um so schärfer hervor.

Dem letzterwähnten Übelstande wurde in anderer Weise abgeholfen. Aus einer reichlich 0,5—1 cm dicken Gipsplatte wurden viereckige Klötze von ca. 10—15 cm Länge und 1,5 cm Breite herausgeschnitten und in der Mitte der einen völlig glatten Längsfläche mit einer der Dicke der Wurzeln entsprechenden Rinne von halbkreisförmigem Querschnitt versehen. Mit Rücksicht auf die größere Dicke der Wurzelbasis wurde die Rinne an einem Ende entsprechend erweitert. Die Wurzel wurde nach der Wundoperation ihrer ganzen Länge nach in die Rinne gelegt, und zwar so, daß die zu erwartenden Krümmungsbestrebungen sich möglichst in der senkrecht zur Gipsfläche stehenden Ebene vollziehen mußten. Das ganze wurde mit einem schmalen Streifen eines besonders zarten, leinwandartigen Stoffes (der aus Baumwollfasern bestand) an der Wurzelbasis bginnend, spiralig fest umwickelt, so daß die Ränder sich gegenseitig deckten. Stoff und Gips waren vorher angefeuchtet worden. Die Wurzeln der so behandelten Pflanzen, die in üblicher Weise bei normaler Stellung in Erde kultiviert und nach 2—3 Tagen aus dem Verbande befreit wurden, wuchsen vollkommen gerade innerhalb der Rinne weiter, während der Stoffstreifen infolge seiner Elastizität Deformationen der Wurzel verhinderte[2]. Da Wasser überall an die Wurzel ungehindert gelangen konnte, so war die Nebenwurzelbildung vollkommen normal.

---

1) Bisweilen ist es geradezu empfehlenswert, die Strohhalme vor Gebrauch unter rollender Bewegung zwischen den Fingern leicht zusammenzudrücken und so mit kleinen Längsrissen zu versehen. Sie vermögen sich so der Wurzel leichter anzuschmiegen, namentlich wenn diese nach der Basis zu etwas an Dicke zunimmt.

2) War es zu besonderen Zwecken nötig, die Wurzeln längere Zeit im Verbande zu belassen, so empfahl es sich zur Vermeidung von Druckschäden die Bandagen gelegentlich zu erneuern.

Mit den beschriebenen Maßnahmen sind jedoch noch nicht alle Vorsichtsmaßregeln erschöpft. Fertigt man nach vollständiger Beendigung des ganzen Versuchs einen die Wundstelle halbierenden medianen Längsschnitt durch die Hauptwurzel an, so kann man selbst an äußerlich völlig gerade erscheinenden Wurzeln nicht selten eine, wenn auch vielfach kaum merkliche Krümmung des Zentralzylinders allein feststellen, derart, daß dessen Kontur auf der Wundseite konkav, auf der entgegengesetzten Seite konvex verläuft. Da zweifellos anzunehmen war, daß hierdurch die gleichen Wirkungen wie bei vollständig gekrümmten Wurzeln im Nollschen Sinne ausgelöst werden, da ja die Nebenwurzeln vom Zentralzylinder entspringen, so mußten naturgemäß derartige Fälle unberücksichtigt bleiben und eine strenge Auswahl völlig einwandsfreier Exemplare getroffen werden.

Unter Berücksichtigung aller besprochenen Kautelen ergaben sich am Schluß beispielsweise für *Lupinus* folgende Resultate. Nebenwurzeln, die genau seitlich von der Wunde standen, waren von dieser fort nach der entgegengesetzten Seite gekrümmt und zwar sowohl innerhalb als auch außerhalb der Hauptwurzelrinde. Der Wunde genau gegenüber war anderseits eine, selten mehrere Seitenwurzeln inseriert, die sich durch Stärke, Länge und frühzeitiges Hervorbrechen den Normalwurzeln gegenüber als besonders gefördert erwiesen. Ihre Wachstumsrichtung war durchschnittlich normal, vereinzelt erschienen sie ein wenig stärker zum Horizont geneigt. Die fördernde Wirkung der Wunde erstreckte sich streng genommen nur auf die ursprüngliche Zuwachszone der Keimwurzel, d. h. bis zu einer Entfernung von ca. 1 cm von der Spitze. Bis zu einem gewissen Grade ließ sich aber ein Einfluß darüber hinaus bis zu 1,5, event. sogar 2 cm insofern feststellen, als ganz regelmäßig sich direkt der Wunde gegenüber eine Nebenwurzel vorfand, die im übrigen allerdings vollkommen normales Aussehen hatte. Namentlich an spärlich mit Seitenwurzeln besetzten Stellen war diese lokale Bevorzugung besonders in die Augen springend. In noch größerer Entfernung von der Spitze fiel auch diese Wirkung fort. Bezüglich der seitlichen Ablenkung der Nebenwurzeln ließ sich eine scharfe Grenze des Wirkungsbereichs nicht ziehen, da die bekannte, äußerlich ähnlich beschaffene traumatische Reaktion an ihre Stelle trat. Näheres hierüber wird noch später zu besprechen sein.

Wurden innerhalb der Wachstumszone mehrere Querschnitte übereinander in etwa je 1 mm Abstand oder, wenn auch mit weniger gutem Erfolge, ein Längsschnitt von entsprechender Ausdehnung angebracht, so war die Zahl der abgelenkten Nebenwurzeln in gleichem Maße größer bezw. solche überhaupt nur einseitig orientiert, während die Wundseite frei von ihnen blieb. In letzterem Falle machte sich also nicht nur eine Förderung auf der entgegengesetzten

Seite, sondern auch eine Hemmung der Nebenwurzelbildung auf der Wundseite selbst bemerkbar, die sich der nachträglichen Streckung jener Stellen entsprechend schließlich auf ein größeres Stück verteilte. Die Fähigkeit, Nebenwurzeln auf der Wundseite zu bilden, war jedoch der Wurzel keineswegs verloren gegangen, denn sobald z. B. einer der unteren Quereinschnitte den Zentralzylinder ausnahmsweise ein wenig tangierte, trat eventuell dicht oberhalb desselben, also mitten zwischen den Schnittwunden eine der bekannten starkgeneigten „Ersatzwurzeln“ auf.

Wurden beide Xylemstreifen mit zwei genau opponiert stehenden Schnitten versehen, so unterblieb die Wirkung. Differierten die Einschnitte in der Höhe, so trat entsprechend beiderseitige Förderung der Nebenwurzeln ein; allerdings war unter solchen Umständen die Krümmungstendenz der Hauptwurzel aus leicht erklärlichen Gründen so stark, daß deren Unterdrückung nur selten in einwandfreier Weise gelang. Für beiderseitige Verletzung der Phloemflanken gilt in allem das gleiche.

Die Wurzeln von *Pisum* und *Faba* zeigten in allen Punkten dasselbe Verhalten, nur traten entsprechend der anderen Verteilung der Nebenwurzeln Ablenkung und Förderung gleichzeitig auf[1]). Außerdem war gemäß der größeren Zahl von Orthostichen die Zahl der gleichzeitig reagierenden Nebenwurzeln durchschnittlich eine etwas größere. Am meisten gefördert war z. B. stets die Nebenwurzel, die der Wunde genau gegenüber stand.

Es wird nunmehr die Frage zu erörtern sein, welche Ursachen im speziellen den beschriebenen Vorgängen zugrunde liegen. Mit Rücksicht auf die Versuchsanordnung tritt naturgemäß die Möglichkeit traumatischer Einflüsse in den Vordergrund. In bezug auf die seitliche Krümmung der Nebenwurzeln liegen die Verhältnisse tatsächlich zunächst auch nicht so eindeutig. Aus Abschnitt III ist bekannt, daß außerhalb der Wachstumszone eine seitliche Verletzung der Hauptwurzel traumatropische Fortkrümmung der Nebenwurzeln von der Wundflanke fort zur Folge hat. Da in unserem Falle die Ablenkung in gleichem Sinne erfolgte, so erscheint naturgemäß die Annahme naheliegend, daß auch für die Wachstumszone selbst dieselben Gesetzmäßigkeiten obwalten. Hiergegen sprechen einige deutliche Differenzpunkte beider Reaktionen.

1) Bis zu einem gewissen Grade ließ sich dies auch bei *Lupinus* erzielen, wenn die Wunde zwischen einem Phloem- und Xylemteil, d. h. diagonal orientiert war.

Zunächst ist zu berücksichtigen, daß Nebenwurzelanlagen innerhalb der Zuwachszone ganz fehlen, mikroskopisch sich sogar erst in wesentlich größerer Entfernung von der Spitze (3—4 cm, vgl. S. 615) nachweisen lassen. Gleichzeitig verläuft der Vernarbungsprozeß an diesen jungen Stellen, namentlich wenn Schnittwunden vorliegen, die für traumatropische Versuche sich nach früheren Angaben überhaupt wenig eignen, außerordentlich schnell, so daß die erst später auftretenden Nebenwurzelanlagen kaum noch von einem Wundreiz getroffen werden können. Noch hinzu kommt, daß die Wunden selbst bei viel geringerer Größe, im Gegensatz zum Abschnitt III, auch dann noch wirksam sind, wenn der Zentralzylinder völlig intakt bleibt und selbst das Perikambium sich nicht an den Wundteilungen beteiligt, ein Punkt, der für den Eintritt der traumatropischen Reaktion direkt Bedingung war. Die Reaktion beschränkt sich nur auf die eigentliche Wundzone, d. h. die bekannte Fortleitung des etwaigen Wundreizes in der Längsrichtung fehlt. Dies ist insofern bemerkenswert, als die Befähigung der Zuwachszone zu derartigen Reizleitungen durch die typische traumatropische Krümmung der Hauptwurzel infolge Spitzenverletzung bekanntlich erwiesen ist.

Ist somit fast mit vollkommener Gewißheit zu schließen, daß die fragliche Ablenkung nicht traumatischer Natur ist, so erscheint mir vor allem ausschlaggebend der Umstand, daß die unter gleichen Verhältnissen auftretende und zweifellos durch die gleichen Ursachen bedingte Förderung der der Wunde gegenüber liegenden Nebenwurzeln, wie sofort zu beweisen sein wird, vom Wundreiz vollkommen unabhängig ist. Daß letzterer allerdings unter Umständen die Organbildung nicht unwesentlich zu beeinflussen vermag, beweisen die folgenden Beobachtungen Vöchtings (S. 88, 89). Wird die Rinde sekundär verdickter Wurzelstücke von *Populus dilatata* durch tiefe bis auf das Holz gehende Längsschnitte verletzt, „so bilden sich in der Regel auf dem durch die Verwundung hervorgerufenen Callus zahlreiche Adventiv-Knospen“. Auch kann an Zweigstücken, entgegen der bestehenden Polarität, an dem Basalende eine Knospe zum Austreiben gebracht werden, wenn deren Ansatzstelle durch die untere, das Zweigstück begrenzende Schnittfläche leicht getroffen wird. Vöchting sieht in letzterem Falle die Ursache „in der erhöhten Tätigkeit, welche in der Nähe der Knospen bei der Vernarbung stattfindet“; „die Nahrungszufuhr zu der letzteren kommt auch der ersteren zugute“. Im engeren Sinne kann diese Er-

klärung nun zwar auf unseren Fall schon insofern keine Anwendung finden, als es hier zu einer Callusbildung überhaupt nicht kommt. Eher müßte angenommen werden, daß der Wundreiz direkt auf das Perikambium als Ursprungsstelle der Nebenwurzelanlagen anregend wirkt. Aber auch diese Möglichkeit erweist sich als unvereinbar mit den speziell an *Lupinus* gewonnenen Erfahrungen. Wird eine der Phloemflanken allein unter sonst gleichen Bedingungen verwundet, sei es mit oder ohne Störung des Zentralzylinders, so tritt bekanntlich eine Förderung der Nebenwurzeln nicht ein, obwohl sie doch der Wunde näher stehen als in dem typischen Falle; d. h. eine Verwundung der Wurzel bezw. des Zentralzylinders schlechthin hat keineswegs immer Erfolg. Wird dagegen eine Xylemflanke, selbst unter vollständiger Schonung des Zentralzylinders, verletzt, so macht sich eine Wirkung nicht etwa, wie erwartet werden müßte, in allernächster Nähe der Wunde, d. h. an derselben Orthostiche geltend, vielmehr findet die Reaktion räumlich ziemlich entfernt davon auf der entgegengesetzten, intakten Wurzelseite statt [1]). Unbedenklich kann also dem Wundreiz jede direkte Mitwirkung abgesprochen werden.

Um einem Mißverständnis vorzubeugen, sei dieser Stelle gleich die Besprechung eines Versuches angegliedert, der in anderer Hinsicht einiges Interesse bot. Wurde auf der Phloemflanke einer Lupinenwurzel ein kurzer medianer Längsschnitt oder mittels einer feinen Glasnadel in radialer Richtung ein Einstich so tief geführt, daß zum mindesten das Mark des Zentralzylinders getroffen oder noch besser ganz durchbohrt wurde, so zeigten sich auf beiden Seiten rechts und links von der Wunde stets je eine bis mehrere geförderte Nebenwurzeln. Gleichzeitig war an der Hauptwurzel selbst eine Veränderung vor sich gegangen, die meist schon äußerlich in Gestalt einer tonnenförmigen Auftreibung hervortrat. Vor allem war aber stets an einem medianen Längsschnitt die gleiche Veränderung an den Konturen des Zentralzylinders zu erkennen. Hierbei handelte es sich zum Teil wohl um eine mechanische Druckwirkung des am Wundheilungsprozesse beteiligten Markgewebes im Innern des Zentralzylinders, zum Teil um Wachstumsvorgänge, die bei späterer Gelegenheit noch zu besprechen sein werden (vgl. S. 624). Es war nun genau zu verfolgen, wie die Verteilung der geförderten Nebenwurzeln überall den konvex gekrümmten Grenzflächen des Zentralzylinders im Nollschen Sinne entsprach, gleichsam als wenn jede Hälfte desselben für sich einer gebogenen Wurzel angehörte. Dementsprechend standen die betreffenden Nebenwurzeln eventuell auch dicht ober- bezw. unterhalb der Wunde. Da sie ferner meist normale Stellung zum Lot aufwiesen, so konnte es sich auch nicht um jene bekannte „Ersatzreaktion" handeln, die allerdings in einzelnen Fällen mit ihren charakteristischen Eigentümlichkeiten eintrat, sobald nämlich besonders viel Gewebe zerstört oder gleichzeitig ein Xylemteil verletzt worden war (vgl. S. 571). Eine Verwechselung war jedenfalls nicht möglich.

---

1) An diesem Tatbestande ändert auch eine ganz seltene Ausnahme nichts, die auf S. 626 (Anm.) noch besprochen werden soll.

Eine direkte Einwirkung des Wundreizes liegt also auch hier nicht vor. In Übereinstimmung damit konnte ich nicht selten an intakten Wurzeln von *Faba*, die in Wasserkultur gezogen worden waren, ganz ähnliche Anschwellungen mit lokaler Förderung der Nebenwurzeln beobachten, wobei der Zentralzylinder sich in gleicher Weise verändert zeigte. Beide Beobachtungen lassen die wichtige Schlußfolgerung zu, daß Krümmungen der Wurzel- oder richtiger der Zentralzylinderoberfläche auch dann eine Förderung der Nebenwurzelbildung im Nollschen Sinne zur Folge haben können, wenn die Symmetrieverhältnisse der ganzen Wurzel dadurch nicht verändert werden.

Mit Bestimmtheit kann also definitiv behauptet werden, daß die Wachstumseigentümlichkeiten der Nebenwurzeln an den Wundstellen nicht durch den Wundreiz hervorgerufen werden. Berücksichtigt man nun, daß ebendaselbst ohne Anwendung von Verbänden Krümmungen der Hauptwurzel entstanden wären, die dieselben Erscheinungen in gleichem Sinne verursacht hätten, so ergibt sich wohl zwanglos eine gemeinsame Beziehung in Gestalt von Spannungsdifferenzen im Wurzelgewebe, die Noll allerdings berücksichtigt, jedoch zugunsten der Morphästhesie ablehnen zu müssen geglaubt hat. Eine Änderung der Gewebespannung tritt in jedem Fall ein, wenn die Wurzel einseitig verletzt wird, ganz gleichgültig, ob die Krümmung zustande kommt oder durch besondere Maßnahmen verhindert wird. Änderungen der Gewebespannung spielen auch bei anderen Krümmungsarten eine Rolle. Wie allerdings im einzelnen sich die Verhältnisse gestalten, wird erst später nach Zusammenstellung weiteren Tatsachenmaterials ausgeführt werden können.

Trotz seiner schon erwähnten negativen Erfahrungen mit Gewebespannungen greift übrigens auch Noll (III, S. 403) neuerdings auf Spannungsverhältnisse zurück, nur werden diese mit Rücksicht auf Beobachtungen an einzelligen Organismen in die Hautschicht des einzelnen Protoplasten verlegt, womit der Morphästhesie eine greifbarere Basis gegeben wird. Meines Erachtens steht diese Annahme aber mit jenen negativen Erfahrungen in einem gewissen Gegensatz. Man sollte meinen, daß Änderungen im Spannungszustande eines Gewebes sich auch in dem der Protoplasmahautschicht der einzelnen Zelle wiederspiegeln müßte, sofern die Annahme solcher Spannungen überhaupt zulässig ist. Meine positiven Resultate würden daher nicht ohne weiteres im Gegensatz zu der neuesten Auffassung Nolls stehen brauchen.

Die Ablehnung der Gewebespannung als kausales Moment begründet Noll mit dem Ausfall zweier Versuchsserien, von denen die eine auf dem gleichen Prinzip der Verletzung der Hauptwurzel wie in meinen Versuchen aufgebaut ist. Ich will versuchen,

die Differenzen unserer Resultate aufzuklären. Um die Rindenspannung einseitig zu verändern, wurden die Wurzeln von Noll (II, S. 390) durch seichte Quer- oder Längseinschnitte verwundet oder durch vorübergehende Plasmolyse lokal zum Absterben gebracht. Dabei fällt auf, daß strengere Vorkehrungen gegen etwaige Krümmungsbestrebungen der Wurzeln, wie sie sich als Folge tatsächlich vorhandener Spannungen hätten einstellen müssen, nicht getroffen wurden. Da dies von Noll zweifellos berücksichtigt worden wäre, so ist anzunehmen, daß die beabsichtigten Spannungsdifferenzen nur in unzureichender Weise erzielt wurden. Als Grund kommt offenbar das Alter der behandelten Wurzelstellen in Betracht. Nach Sachs (I, S. 435, 437) und Pollock (S. 48) ist die Gewebespannung[1]) in der intakten Wurzel außerhalb der Wachstumszone sehr gering und kehrt sich an älteren Stellen sogar um. An gleichen Stellen rufen aber auch Wunden nach Spalding (S. 428) keine, nach meinen eigenen Beobachtungen nur bei ganz besonders starker Einwirkung noch sog. „mechanische“ Krümmungen hervor. Ein wesentlicher Erfolg ist demnach bei dieser Versuchsanstellung von vornberein nur in der Wachstumszone zu erwarten, zumal vor allem durch Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Gewebe eine beträchtliche Verstärkung der Wirkung hinzukommt (vgl. S. 624). Soweit aus seiner Darstellung hervorgeht, hat Noll wohl nur mit solchen etwas älteren Stellen gearbeitet, wozu eine Berechtigung insofern vorlag, als erfahrungsgemäß der Einfluß von künstlichen Krümmungen intakter Wurzeln sich soweit erstreckt, als Nebenwurzelanlagen noch nicht vorhanden sind. Nach Figur 2 (Noll a. a. O.) dürfte diese Strecke mehrere Zentimeter betragen, was sich mit meinen mikroskopischen Befunden von durchschnittlich 3—4 cm[2]) für *Lupinus* deckt, wenngleich nach dem Resultat der früher beschriebenen Dekapitationsversuche zu urteilen, die Anlagestellen wohl schon etwas früher prädestiniert sein dürften.

Zweifellos haben aber auch Spannungsdifferenzen von gleicher Größe eine um so stärkere Wirkung, je jünger die betreffende Wurzelstelle ist. Jedenfalls beweisen die bekannten Erfolge von geotropischen und anderen tropistischen Krümmungen, daß Spannungsdifferenzen schon allein innerhalb der Wachstumszone völlig ausreichen. Wenn anderseits gewaltsame Krümmungen der ganzen Wurzel, wie Noll gezeigt hat, noch an solchen älteren Stellen eine Wirkung hervorrufen, wo seitliche Wunden versagen, so ist dies in Anbetracht der im ersten Falle tatsächlich erzielten, sehr beträchtlichen Spannungsdifferenzen ohne weiteres verständlich. Der Unterschied unserer Versuchsresultate dürfte sich somit ohne Schwierigkeit aufklären.

2. Transpirationsversuche.

In gleicher Weise wie bei den letzt besprochenen Versuchen erzielte Noll negative Resultate, als er durch schwache Transpiration den Wassergehalt und damit die Turgorspannung innerhalb der einen Längshälfte der Wurzel herabzusetzen versuchte. Auch diese Versuche wurden von mir wiederholt und zeitigten nach einigen anfänglichen Mißerfolgen überraschend günstige positive Resultate, wie dies nach den bisherigen Erfahrungen auch erwartet werden mußte.

---

1) Es handelt sich hier stets um Längsspannnngen.

2) Die Grenze läßt sich nicht ganz scharf ziehen, da sie von der Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzel abhängt.

Versuche dieser Art, über deren Bedeutung für unser Problem dem eben gesagten kaum etwas hinzugesetzt werden braucht, haben mit der Schwierigkeit zu kämpfen, wirksame Feuchtigkeitsunterschiede auf einem der Wurzeldicke entsprechenden Abstand von nur 1—2 mm praktisch herzustellen. Allem Anschein nach ist diese Bedingung in den Nollschen Versuchen nicht hinreichend erfüllt worden. Noll (II, S. 393) legte die Wurzeln der Länge nach horizontal auf feuchte Erde und drückte sie so tief in diese hinein, daß nur die eine Längshälfte mit der Luft, deren Feuchtigkeitsgehalt durch besondere Vorkehrungen reguliert wurde, in Berührung stand. Die Wurzelspitze wurde ganz mit Erde bedeckt. Es ist klar, daß bei diesem Verfahren sich einerseits direkt über der Erdfläche eine ziemlich wasserdampfreiche Atmosphäre ansammeln mußte, während anderseits die Wasserzufuhr auf der Unterseite nicht ausreichte, um eine weitergehende Steigerung der Verdunstung auf der Oberseite ohne Gefährdung der Pflanze zuzulassen. Demzufolge scheinen auch hier wieder Krümmungsbestrebungen der Wurzel, wie sie als teilweiser Gradmesser tatsächlich vorhandener Spannungsdifferenzen gelten müssen[1]), nur in geringem Maße vorhanden gewesen zu sein, da außer der Belastung der Wurzelspitze mit Erde keine Vorkehrungen dagegen getroffen waren.

Nach meinen mit *Lupinus* und *Faba* gemachten Erfahrungen erwies sich folgende Versuchsanstellung als recht geeignet: Schmale Glasstreifen oder Gipsklötze[2]) von ca. 10—20 cm Länge und 1,5—2 cm Breite wurden einseitig mit 4—8 Lagen feuchten Fließpapiers belegt und auf diese die ca. 4—6 cm langen Keimwurzeln ihrer vollen Länge nach montiert, derart, daß der Wurzelhals mit dem einen Ende der Unterlage abschloß. Die Befestigung geschah so, daß der ca. $^1/_2$ cm lange Spitzenteil und der Wurzelhals mit je einem schmalen (ca. $^1/_2$ cm breiten) angefeuchteten Leinwandstreifen samt der Unterlage mehrmals umwickelt wurde, was gleichzeitig dem Zwecke einer reichlicheren Wasserzufuhr diente. Die Wurzelspitze war in ihrem Wachstum hierdurch nicht gehindert. Um den mittleren, für den Versuch allein in Betracht kommenden Teil der Wurzel gerade und in stetem Kontakt mit dem feuchten Fließpapier zu erhalten, wurde er mit einem ca. $^3/_4$—1 mm schmalen, ganz dünnen Streifen aus Raphiabast, gleichzeitig mit der Unterlage, in einer Spirale umwickelt, deren Windungen je ca. 1 cm Abstand voneinander hatten. Noch sicherer wurden etwaige Verbiegungen dadurch ausgeschaltet, daß die Wurzel der ganzen Länge nach mit Gelatine auf der obersten Fließpapierschicht befestigt wurde. Am bequemsten geschah dies, indem ich zunächst einen mit Gelatinelösung getränkten Fließpapierstreifen von dem Umfange der Unterlage an die noch freie

1) Bekanntlich krümmen sich auf feuchter Unterlage freiliegende Wurzeln, indem sie jener ihre Konvexseite zukehren.

2) Diese waren $^3/_4$—1 cm dick und vor Gebrauch mit Wasser getränkt.

Wurzel anklebte und beides erst dann auf der Fließpapierunterlage befestigte. Wenn auch die feuchten Fließpapierstreifen allein schon ziemlich fest aneinander adhärierten, so wurde die oben erwähnte Leinwandwickelung außerdem noch angewandt. Die Gelatinegallerte trocknete niemals ein, so daß Wasser vom Fließpapier nach der Wurzel ungehindert passieren konnte.

So vorbereitet wurden die Präparate in steil aufrechter Stellung gegen die Innenwandung einer flachen, mit etwas Wasser beschickten Glasschale gelehnt, so daß das Fließpapier bezw. der Gips von untenher stets feucht erhalten blieb. Das ganze wurde zum Schutz in einen großen, oben offenen Glashafen gesetzt. Die umgebende Atmosphäre brauchte nur einen geringen Feuchtigkeitsgehalt zu besitzen, der nur im Notfalle durch partielles Bedecken der Glashafenöffnung mit einer Glasplatte erhöht wurde. Sonstige Vorkehrungen zur Anfeuchtung der Luft waren nicht nötig. Um zu verhindern, daß die Wurzelspitzen etwa mit der Zeit in das Wasser hineinwuchsen, wurden sie gegebenenfalls kurz vorher dekapitiert. Es braucht kaum betont zu werden, daß dies, wenn überhaupt nötig, stets in einem solchen Abstande von der Tuchwicklung, die die ursprüngliche Lage der Wurzelspitze markierte, geschah, daß anderweitige Störungen nicht zu befürchten waren.

Ganz besonderen Wert lege ich auf die Maßnahme, daß nach 2—3 Tagen schon die Pflanzen stets aus dem Verbande befreit und nach Entfernung der anhaftenden Gelatine wie gewöhnlich normal in Erde weiter kultiviert wurden. Nebenwurzeln waren alsdann nur an den älteren Partien teilweise schon als helle Punkte in durchfallendem Lichte erkennbar. Hierdurch wurde bezweckt, die Nebenwurzeln selbst niemals direkt mit Luft oder Wasser in Berührung zu bringen, und somit sekundäre Einwirkungen des Mediums auszuschließen. Nur so konnte die weitgehendste Übereinstimmung mit den an gekrümmten Wurzelstrecken bestehenden Verhältnissen erreicht werden. Besonders hervorgehoben sei, daß durch den Transpirationsprozeß absolut keine Schädigung der Wurzeln eintrat; diese zeigten vollkommen normales, weißes Aussehen[1]). Selbst bei *Faba* waren an der ziemlich empfindlichen Epidermis unter dem Mikroskop keine abgestorbenen Zellen zu erkennen.

Das Schlußergebnis war bei *Faba* stets das gleiche, bei *Lupinus* dagegen bot sich, je nachdem eine Phloem- oder Xylemflanke das Fließpapier berührte, ein anderes Bild. Ich beginne mit dem zweiten Fall von *Lupinus*. Dort, wo die Wurzel infolge der Leinwandwicklung allseitig mit Wasser versorgt worden war, d. h. dicht am Wurzelhals und an der ursprünglichen Wurzelspitze, waren die Nebenwurzeln beiderseits gleichmäßig ausgebildet, allerdings mit dem Unterschiede, daß sie an der jüngeren Stelle besonders dicht gedrängt standen (vgl. S. 620). Am Wurzelhals waren nur die bereits im Anfang angelegten Nebenwurzelanlagen ausgewachsen. Auch an den älteren Stellen des für uns wichtigen Zwischenstücks standen aus gleichem Grunde die Nebenwurzeln beiderseits, jedoch blieben sie, je mehr sie sich dem unteren Ende näherten, auf der ursprünglichen Transpirationsseite an Größe und Zahl zurück, ohne jedoch

1) Nur der freiliegende Teil der ursprünglichen Wachstumszone war bisweilen in der bekannten Weise, jedoch nur ganz minimal angeschwollen (vgl. S. 588).

ein abnormes Aussehen zu zeigen, wie dies Noll bei seinen Versuchen häufig beobachtete. Von 2,5—1,5 cm Entfernung von der ursprünglichen Wurzelspitze an bis zur unteren Leinwandwicklung fehlen schließlich daselbst Nebenwurzeln bezw. deren Anlagen überhaupt ganz oder sind zum mindesten äußerst selten. Auf der entgegengesetzten Seite sind Nebenwurzeln überall reichlich und sehr kräftig ausgebildet. Ihre Zahl ist daselbst absolut größer als unter normalen Verhältnissen, während die Gesamtsumme alle Nebenwurzeln kaum verändert, vielleicht um ein wenig hinter der normalen Durchschnittszahl zurückstehen dürfte.

Für die 4—5 strahligen *Faba*-Wurzeln gilt zunächst das gleiche, außerdem sind aber die Nebenwurzeln der Flanken nicht nur äußerlich, sondern vorzugsweise schon innerhalb der Hauptwurzelrinde nach der ursprünglichen Wasserseite hin seitlich zum Teil sehr stark im Winkel von 45—90° abgelenkt, genau wie dies Noll (II, auf S. 402) für gekrümmte Wurzeln abbildet. Besonders deutlich tritt dies an mikroskopischen Querschnittsbildern hervor, die im übrigen keine wesentlichen anatomischen Veränderungen erkennen ließen. Die Orthostichen erscheinen daher auf der Wasserseite um so dichter gedrängt, je mehr die entgegengesetzte Seite von Nebenwurzeln entblößt ist. — Seitliche Ablenkungen der Nebenwurzeln allein wurden an *Lupinus* beobachtet, wenn deren eine Phloemseite mit dem feuchten Medium in Berührung gestanden hatte[1]. Alle diese Ablenkungen wurden übrigens, so weit beobachtet, in keinem Falle wieder ausgeglichen, was jedenfalls kaum mit der Wirkung der Exotropie im Sinne Nolls in Einklang steht (vgl. S. 601).

Im ganzen boten somit die vollkommen geraden Wurzeln genau dasselbe Bild, wie es für gekrümmte Wurzelstrecken bekannt ist; die Transpirationsseite entspricht der Konvexseite der Krümmung.

Die mitgeteilten Resultate sind in verschiedener Hinsicht bemerkenswert. Die Wirkung verteilte sich auf eine größere Strecke als bei den Wundversuchen, d. h. sie ging über die Wachstumszone hinaus, ohne allerdings bis zu der durch mechanische Krümmungen erreichten Maximalgrenze zu gelangen. Abgesehen von der noch später zu erörternden, ausgleichenden Wirkung des künstlichen Verbandes dürfte dies so zu erklären sein, daß die im Experiment

---

1) In gleicher Weise wie bei früheren Gelegenheiten kommt die seitliche Verschiebung (déviation) im Sinne van Tieghems nicht in Betracht.

bezweckte Einwirkung erst ganz allmählich zur Geltung kam, während inzwischen die Nebenwurzelanlagen nach der Wurzelspitze vorrückten. Soweit solche im Beginn des Versuchs vorhanden waren, wurden sie am Auswachsen in keiner Weise verhindert. Jedoch machte sich an ihnen, sofern sie eben erst im Entstehen begriffen waren, und noch mehr an den später angelegten Nebenwurzeln der Einfluß der Versuchsbehandlung in Form einer Nachwirkung sowohl in bezug auf Wachstumsförderung als auch seitliche Ablenkung geltend. Mit Absicht war bekanntlich streng vermieden worden, daß die Nebenwurzeln selbst während der Behandlung mit den ungleichartigen Medien in Berührung kamen. Die jüngsten von ihnen vollzogen den größten Teil ihrer Entwicklung sogar unter ganz normalen Wachstumsbedingungen in Erde. Dabei kann es sich nur um spezifische Reizvorgänge handeln, die eine dauernde Induktion der jungen Vegetationspunkte bewirken, wie dies an gekrümmten Wurzelstrecken ja auch der Fall ist. Schlechthin von einer einseitig besseren oder schlechteren Ernährung kann nicht die Rede sein, sonst müßten beispielsweise die ungünstigen Verhältnisse der Transspirationsseite an den Nebenwurzeln der Flanken dadurch zum Ausdruck kommen, daß deren schlechter ernährte Längshälfte im Wachstum zurückbliebe und somit eine Krümmung veranlaßte, die den tatsächlichen Befunden zuwider in umgekehrter Richtung verliefe. Im übrigen dürften Korrelationen den Gegensatz zwischen Förderung und Hemmung wahrscheinlich noch verstärken.

Die seitliche Ablenkung der Nebenwurzeln könnte fast den Eindruck erwecken, als ob es sich um hydrotropische Reizwirkungen handelte, die von der ungleichen Verteilung des Wassers in der Rinde ausgehen. Abgesehen davon, daß es zweifelhaft erscheinen muß, ob die ganz jungen Nebenwurzelanlagen innerhalb der Mutterachse schon derartige Reize zu perzipieren vermögen, steht aber die Dauer der Nachwirkung mit den Erscheinungen des Hydrotropismus, soweit sie bis jetzt bekannt sind, in Widerspruch. Differenzen im Wassergehalt der beiden Hauptwurzelhälften bestanden allerdings zweifellos, denn solche und damit eine Änderung der Gewebespannungen zu veranlassen, war ja das Ziel der Versuchsanordnung gewesen. Als ein mehr zufälliges Zusammentreffen kann es wohl aber vorläufig nur angesehen werden, wenn auch an geotropischen und traumatropischen Krümmungen der Hauptwurzel von Kraus (S. 212) und Pollock (S. 45) ein höherer Wassergehalt der Konvexseite konstatiert worden ist (was übrigens vielleicht allgemeine

Gültigkeit für gekrümmte Wurzelstrecken hat). Möglicherweise bietet sich aber hierin eine zukünftige Handhabe, um noch auf anderem Wege als den Nollschen Formspannungen der Hautschicht die Wirkungsweise der Gewebespannungen, die ja zunächst nur als provisorische Erklärung gelten können, verstehen zu le-nen.

3. Über einige weitere Beobachtungen.

Die einseitige Ablenkung der Nebenwurzeln setzt einen Antagonismus zweier Längshälften und damit eine Änderung der Symmetrieverhältnisse der Hauptwurzel im weitesten Sinne voraus (vgl. S. 625). Für die Förderung bezw. Hemmung der Nebenwurzeln dürfte diese Bedingung jedoch nicht zwingend sein, wie schon die Beobachtung an tonnenförmig angeschwollenen Stellen der Hauptwurzel bei völlig gerader Hauptachse lehrte (S. 613). Es widerspricht auch nicht der Annahme, daß Differenzen im Spannungszustande einzelner Gewebepartien als Ursache in Betracht kommen, wenn diese Unterschiede statt in der Quer- auch in der Längsrichtung d. h. nicht neben- sondern übereinander bestehen. Hierbei kann ich mich auf einige Beobachtungen berufen, die bereits an anderen Stellen gelegentlich erwähnt wurden.

Werden Keimwurzeln vorübergehend, auf 2—3 Tage, in der Weise behandelt, daß ein Teil in feuchter Erde oder Wasser, der andere in möglichst nicht ganz dampfgesättigter Atmosphäre sich befindet (S. 590), und noch vor Erscheinen der Nebenwurzeln in Erde weiter kultiviert, so tritt späterhin sowohl in quantitativer als qualitativer Hinsicht auf den erstgenannten Strecken eine starke Förderung, auf den letzteren dagegen mehr oder mindere Hemmung bezw. vollständige Unterdrückung der Nebenwurzeln ein, sofern es sich um ursprünglich ganz junge Strecken der Hauptwurzel handelte. Übrigens erweist sich die Pflanze in dieser Hinsichst selbst nur geringen Feuchtigkeitsdifferenzen gegenüber als außerordentlich empfindlich[1]). — An den mit Wasser bezw. Erde in Berührung stehenden Teilen der Keimwurzel ist naturgemäß die Gewebespannung erheblicher als an den der Luft ausgesetzten Strecken, wo immerhin, selbst in scheinbar dampfgesättigter Atmosphäre nicht vollständige Wassersättigung und maximaler Turgordruck herrschte. Bekanntlich werden auch zur besseren Demonstration von Gewebespannungen die betreffenden Pflanzenteile vorher in Wasser gelegt.

1) Vgl. Noll (II, S. 380), ebenso die Erfahrungen unseres Abschnittes II.

— Die gleiche Wirkung wie Luft übt beispielsweise nach meinen Erfahrungen (S. 592) eine 10—15 %ige Rohrzuckerlösung auf osmotischem Wege aus.

Ein weiteres Beispiel bietet das Verhalten der Wurzeln im Gipsverbande. Wird eine Wurzel eingegipst, so tritt bekanntlich nach Pfeffer (I, S. 311) bereits nach 2—3 Tagen Entspannung der Zellhäute und in entsprechendem Maße Ausgleich der vorhanden gewesenen Gewebespannung ein (I, S. 291). Praktischen Wert für uns hat der folgende Versuch (S. 584). Die Wurzelspitze wurde auf eine Länge von ca. 1,5 cm in Gips eingeschlossen, jedoch blieb zur Verhütung eines Wachstumsstillstandes der äußerste ca. 1,5 bis 2 mm lange Spitzenteil frei. Nach 2—3 Tagen wurde der Verband entfernt und die Wurzel wie schon vorher in Erde weiter kultiviert. Stets war die ursprüngliche Wachstumszone ganz oder annähernd frei von Nebenwurzeln geblieben. Wie wichtig es hierbei ist, einen Wachstumsstillstand der Wurzel zu verhindern, lehren schon die Versuche Pfeffers (I, S. 356) mit vollständig eingegipsten Wurzeln. Als Gegenmaßnahme des pflanzlichen Organismus rücken nämlich die Nebenwurzelanlagen innerhalb des Verbandes schließlich sogar bis dicht an die Wurzelspitze heran. Dies beweist aber nur, daß die Wurzel befähigt bleibt, innerhalb des Gipsverbandes selbst bei längerer Einwirkung desselben Nebenwurzelanlagen zu bilden, vorausgesetzt, daß neue Reizimpulse hinzukommen. Jedenfalls kommt in unserem Falle nicht etwa das Moment einer Wachstumsstörung in Betracht, denn in 2—3 Tagen würde diese namentlich in bezug auf das Dickenwachstum nur unerheblich gewesen sein. — Ziemlich ähnlich liegen die Verhältnisse, wenn Keimwurzeln von Erde in konsistenteren Ton übergeführt werden (S. 582, Anm. 2). An der ursprünglichen Wachstumszone ist die Nebenwurzelbildung gehemmt, um späterhin in dem Neuzuwachs wieder normale Werte anzunehmen. Inzwischen hat sich aber auch die Wurzel an die neuen Wachstumsbedingungen angepaßt.

Inwieweit es möglich ist, im Gegensatz zu den vorstehenden Gipsversuchen nach Analogie der auf der Konvexseite mechanisch gekrümmter Wurzeln sich abspielenden Vorgänge lokal durch mechanische Zugwirkung in der Längsrichtung an den jüngsten Teilen der Keimwurzel eine Förderung der Nebenwurzeln hervorzurufen, muß dahingestellt bleiben. Versuche dieser Art scheiterten hauptsächlich an der Schwierigkeit, ohne Verletzung bezw. Hemmung

des Wachstums der Wurzel genügend feste Angriffspunkte für die Zugkräfte zu gewinnen.

4. Die Bedeutung der Spannungsverhältnisse der Gewebe.

Die Aufgabe, die eigenartigen Wachstumsverhältnisse der Nebenwurzeln an gekrümmten Strecken der Hauptwurzel auf experimentellem Wege unter Ausschluß von Krümmungen nachzuahmen, dürfte in den bisher beschriebenen Versuchen als im Prinzip erreicht gelten. Da von dem Gedanken ausgegangen war, lokale Änderungen der Gewebespannung hervorzurufen, wie sie in analoger Weise an gekrümmten Wurzeln bestehen dürften, so handelt es sich nunmehr darum, deren Wirkungsweise und Bedeutung im einzelnen einer vergleichenden Betrachtung zu unterziehen.

Im Gegensatz zum Sproß befindet sich bekanntlich nach Sachs (I, S. 437), Pollock (S. 48) u. a. in den jüngeren Teilen, vor allem der Wachstumszone der intakten geraden Wurzel der Zentralzylinder unter negativer Zug-, die Rinde unter positiver Druckspannung. Dieses Spannungsverhältnis ändert sich in verschiedener Weise, sobald die Wurzel gekrümmt ist. Zum Vergleich sollen zwei für unser Problem besonders wichtige und hinreichend bekannte Fälle, nämlich eine mechanische und eine tropistische Krümmung einander gegenübergestellt werden. (Vgl. das Schema auf S. 623).

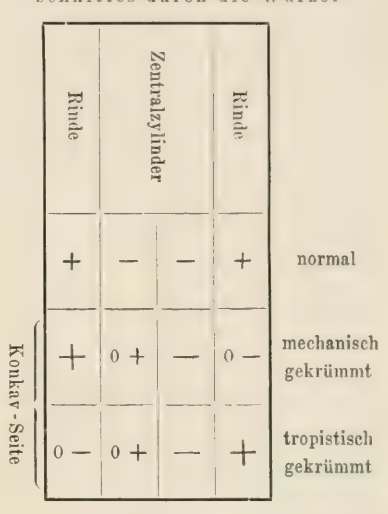
An einem spannungslosen Zylinder ruft bekanntlich eine mechanische Krümmung auf der Konvexseite Zugspannung, auf der Konkavseite Druckspannung hervor. Auf die in der Wurzel bereits bestehenden Spannungsverhältnisse hat dies nach einfacher Überlegung den Einfluß, daß die positive Spannung der Rinde auf der Konvexseite entweder aufgehoben, oder, was häufiger der Fall ist, negativen Charakter annimmt. Die Konkavseite dagegen erfährt eine wesentliche Erhöhung ihres positiven Spannungszustandes. Die negative Spannung des Zentralzylinders wird in der erstgenannten Hälfte verstärkt, in der zweiten aufgehoben bezw. in positive Spannung übergeführt.

In bezug auf die Spannungsverhältnisse an tropistisch gekrümmten Wurzeln will ich den neuesten Untersuchungen Pollocks (S. 48) folgen. Pollock hat seinen Beobachtungen traumatropische Krümmungen zugrunde gelegt, die, wie ich mich speziell überzeugt habe, in gleicher Weise wie geotropische Krümmungen auf die Nebenwurzeln im Nollschen Sinne einwirken, ebenso wie die Krümmungsmechanik nach Mac Dougal (S. 318) bei beiden die

gleiche ist. Danach wird auf der Konvexseite die Spannung zwischen Rinde und Zentralzylinder verstärkt, auf der Konkavseite vermindert bezw. umgekehrt, d. h. im ersten Falle werden die Vorzeichen + bezw. — verstärkt, im zweiten Falle umgekehrt, bezw. tritt Reduktion auf 0 ein.

Ein Vergleich der beiden Krümmungsarten nach dem beigegebenen Schema lehrt, daß an gleichen Krümmungsstellen die Spannungszustände der Rinde entgegengesetzte Vorzeichen aufweisen, die des Zentralzylinders dagegen gleich lauten, d. h. negativ auf der Konvex-, positiv bezw. 0 auf der Konkavseite sind. Da das Verhalten der Nebenwurzeln aber bekanntlich bei beiden Krümmungen in bezug auf die äußere Form das gleiche ist, so kann ausschließlich nur der Spannungszustand des Zentralzylinders den Ausschlag gegeben haben. — In einfacherer Weise kann dies auch folgendermaßen ausgedrückt werden. Die oben zitierten Angaben Pollocks besagen, was schon von anderer Seite wahrscheinlich gemacht wurde (Mac Dougal, S. 362, Pfeffer, II, S. 666), daß eine tropistische Krümmung hauptsächlich durch die Aktivität der Rinde allein zustande kommt, während der Zentralzylinder nur eine passive Rolle spielt. Für letzteren bezw. seine Spannungszustände besteht also ein Unterschied betreffs der Ursachen der Krümmung überhaupt nicht; er ist stets mechanisch gebogen.

Schema eines medianen Längsschnittes durch die Wurzel



Die oben gefolgerte Bedeutung des Zentralzylinders ist in Anbetracht der Entstehungsweise der Nebenwurzeln aus dem Perikambium ohne weiteres verständlich und steht mit den bisherigen Erfahrungen vollkommen in Einklang. Da aber an seiner Peripherie bezw. in der Nähe der Rinde die Spannungsdifferenzen sich am schärfsten ausprägen müssen, so glaube ich unbedenklich den Schluß ziehen zu dürfen, daß in letzter Linie die relativen Spannungszustände des Perikambiums das Verhalten der Nebenwurzeln bestimmen. Naturgemäß ist der Spannungszustand

des Zentralzylinders mehr oder minder von dem der benachbarten Rinde abhängig und eine lokale Änderung des letzteren wird meist eine solche des ersteren nach sich ziehen, was zum Teil eine der Voraussetzungen für das Gelingen einiger unserer Versuche bildete. Dabei ist stets zu berücksichtigen, daß, wie schon aus der Wirkung der Nebenwurzeln und der Ausdrucksweise wie Förderung, Hemmung, Ablenkung hervorgeht, nicht absolute, sondern nur relative Werte für den Spannungszustand d. h. also Spannungsdifferenzen innerhalb des Zentralzylinders bezw. Perikambiums maßgebend sein können.

Spannungsunterschiede dieser Art mußten z. B. in unseren Versuchen entstehen, sobald durch Transpiration oder wasserentziehende Mittel eine lokale Herabsetzung des Turgors, speziell in der Rinde oder auch in sämtlichen Geweben bewirkt wurde, oder in anderer Weise, z. B. durch Gipsverband ein Ausgleich der Gewebespannung direkt stattfand. Die Differenz war um so merklicher, als gleichzeitig andere Teile der Wurzel, z. B. durch Berührung mit Wasser oder feuchter Erde sich im höchsten Sättigungszustande und somit unter maximalen Spannungsverhältnissen standen.

Eine lokale Verletzung der Rinde bewirkte, daß diese und gleichzeitig die benachbarten Partien des Zentralzylinders entspannt wurden. Dasselbe gilt erst recht, wenn gleichzeitig etwa auch der Zentralzylinder selbst einseitig verletzt wurde. Hinzu kommt aber noch, daß, wie schon Sachs (I, S. 436) feststellte, infolge der Wunde in den angrenzenden Gewebeteilen, speziell also im Zentralzylinder, eine Verlangsamung des Wachstums eintritt. Notwendigerweise ergibt sich hieraus auf der entgegengesetzten Seite eine Erhöhung der Spannung zwischen dem Zentralzylinder und der daselbst im Wachstum kaum oder gar nicht alterierten Rinde, zumal wenn ein Ausgleich der resultierenden Krümmungsbestrebungen durch die mechanischen Hilfsmittel unserer Versuche inhibiert wurde[1]).

Ganz allgemein wird somit gesagt werden dürfen, daß überall dort, wo eine Erhöhung oder Herabsetzung der negativen Spannung des Perikambiums lokal eintritt, sich eine För-

1) Liegt kein mechanischer Widerstand vor, so kommt es zu der bekannten „mechanischen" Krümmung Spaldings (S. 428) (Pfeffer, II, S. 591). Die gleichen Verhältnisse kommen zum Teil auch bei dem auf S. 613 beschriebenen Versuch mit in Betracht, wo eine Stichverletzung des Markes beiderseitige Wachstumsförderung der Nebenwurzeln hervorrief. Die tonnenförmige Erweiterung ist teilweise der Ausdruck für Krümmungsbestrebungen der beiden Wurzelhälften, die gegeneinander gerichtet sind. Dies gilt aber nur für den Fall, daß die Wunde innerhalb der Wachstumszone angebracht war.

derung bezw. Hemmung der Nebenwurzelbildung einstellt, wobei der Mitwirkung von Korrelationen ein gewisser Spielraum gelassen werden muß. Zweifelhaft könnte es vielleicht erscheinen, ob in gleich allgemeiner Form ausgesprochen werden darf, daß eine Ablenkung der Nebenwurzeln von Punkten niederer zu solchen höherer Spannung stattfindet, oder ob dieser Vorgang unter sonst gleichen Bedingungen ausschließlich senkrecht zur Hauptachse unter Voraussetzung von Spannungsdifferenzen in den beiden Längshälften vor sich gehen kann. Auf jeden Fall ist wohl bei beiden Vorgängen anzunehmen, daß die Reaktion der Nebenwurzeln um so intensiver ausfällt, je größer die Spannungsdifferenz und, mit besonderem Bezug auf die Ablenkung, je stärker das Spannungsgefälle ist. Diese Bedingung ist naturgemäß in maximaler Form weit leichter in der Quer- als in der Längsrichtung erfüllt. Eine Ablenkung der Nebenwurzeln innerhalb der Vertikalebene wäre somit schon aus diesem Grunde nur in geringem Grade zu erwarten, wahrscheinlich würde sie aber gegebenenfalls durch geotropische Einflüsse sogar ganz unterdrückt werden. Tatsächlich konnte ich aber unter Vermeidung dieser Einflüsse als Ergänzung der Nollschen Beobachtungen feststellen, daß an scharf gebogenen Wurzeln, deren Krümmungsebene horizontal lag, die Nebenwurzeln zu Beginn und am Ende der Krümmung nach deren Gipfel mehr oder minder deutlich abgelenkt waren, somit der obenstehende Satz auch hier Gültigkeit besitzt. Inwieweit übrigens der Ablenkungsvorgang noch von Querspannungen abhängt, muß mangels geeigneten Tatsachenmaterials dahingestellt bleiben[1]).

---

1) Beiläufig sei bemerkt, daß seitlicher Druck auf die Orientierung der Nebenwurzeln keinen merklichen Einfluß ausübt, sofern er nicht in direkt schädigender Form angewandt wird. Versuche dieser Art wurden so ausgeführt, daß entweder zwei Holz- oder Gipsklötzchen mittels gespannter Gummischnüre auf die dazwischen liegende Wurzel drückten oder die vorher schwach angewelkten Wurzeln in einen schmalen parallelwandigen Spalt innerhalb eines Gipsblockes gelegt und dem aus ihrer eigenen Dickenzunahme resultierenden Drucke ausgesetzt wurden. Nach mehreren Tagen wurden die Pflanzen in normaler Weise weiter kultiviert. Die Wurzeln zeigten nur Deformationen; Nebenwurzeln wurden auch an den Druckstellen angelegt und zeigten auch späterhin normales Verhalten. Nach Köhler (S. 39) ist nur die Zahl der Nebenwurzelanlagen daselbst etwas geringer. Die gegenteiligen Erfahrungen, die Lopriore (II, S. 258) mit ziemlich primitiven Versuchen machte — der Druck erfolgte zwischen den Kotyledonen — beruhte wohl schon auf erheblichen Wachstumsstörungen; die Nebenwurzelbildung wurde an den Druckstellen zeitweilig verhindert.

Noll (II, S. 382—384) hatte bereits festgestellt, daß bei einer Umkehrung einer geotropischen Krümmung das Verhalten der Nebenwurzeln sich mehr oder minder nach der neuen Form richtet; ferner, daß eine vorübergehende mechanische Krümmung einer Wurzel mit darauffolgender Geradestreckung überhaupt keinen Einfluß auf jene ausübt. Nach eigenen Erfahrungen kann ich hinzufügen, daß letzteres auch für solche Wurzeln gilt, die unter Anwendung früher beschriebener Methoden (S. 609) gezwungenermaßen in horizontaler Richtung geradeaus gewachsen waren. Dies gibt mir Gelegenheit, den Einfluß des Widerstandes, den eine Wurzel in ihren Krümmungsbestrebungen findet, auf die in ihr vorhandenen Gewebespannungen zu diskutieren.

An einem spannungslosen, gekrümmten Zylinder hat eine gewaltsame Geradestreckung zur Folge, daß auf der ursprünglichen Konkavseite Zug- auf der Konvexseite Druckspannung entsteht. Beispielsweise müssen sich an geotropisch gekrümmten Wurzeln diese Spannungsverhältnisse mit den bereits vorhandenen kombinieren, ganz gleichgültig, ob es tatsächlich zu einer vorübergehenden Krümmung kommt, oder diese bereits im Keime erstickt wird. Unter Berücksichtigung der schon erwähnten Tatsache, daß der Zentralzylinder sich bei einer tropistischen Krümmung passiv verhält, liegen für ihn die Verhältnisse insofern sehr einfach, als es sich um Rückgängigmachung einer mechanischen Krümmung unter Ausgleich der aus ihr resultierenden Spannungsdifferenzen handelt. Diese sind also am Schluß ebensowenig vorhanden, wie an einer vollkommen geraden Wurzel. In der Rinde dagegen waren bereits Spannungsunterschiede mit gleichem Vorzeichen vorhanden, es tritt also Addition beider ein, so daß schließlich auf der Oberseite, d. h. der ursprünglichen Konvexseite stark positive, auf der Unterseite stark negative Spannung bestehen muß. Verglichen mit den tatsächlichen Befunden zeigt dies wiederum, daß ausschließlich der Spannungszustand des Zentralzylinders für das Verhalten der Nebenwurzeln maßgebend ist.

Bei den früher beschriebenen Versuchen muß sich naturgemäß der Einfluß von Vorkehrungen, die eine Krümmuug der Wurzel verhindern sollten, ebenfalls bemerkbar machen und zwar entweder durch Verstärkung (was allerdings wohl nur selten ist und zum Teil bei seitlicher Verwundung eintreten kann)[1]) oder durch Abschwächung der eventuell gerade für die Reaktion wichtigen Spannungen. In letzterem Falle liegen indessen die Verhältnisse so, daß in Anbetracht der zur Erzielung von Spannungsdifferenzen rein lokal und andauernd wirkenden Eingriffe, sowie der Elastizität der Gewebe eine völlige Aufhebung jener selbst im ungünstigsten Falle nicht eintreten kann, wenngleich naturgemäß der Erfolg meist nicht so stark ausfällt, als wenn eine Krümmung zugelassen worden wäre.

Im Zusammenhange mit dem obenstehenden dürfte ein seiner großen Seltenheit wegen bisher nicht erwähnter Vorgang seine Erklärung finden. Wird eine Lupinenwurzel auf der Xylemflanke der Wachstumszone punktförmig in geringem Maße mit Ausschluß des Zentralzylinders verletzt und in der bekannten Weise behandelt (S. 609), so kann bei vollständigem Ausschluß einer Krümmung ausnahmsweise nicht nur auf der entgegengesetzten Seite genau gegenüber der Wunde, sondern auch direkt unterhalb, noch seltener auch direkt oberhalb der Wunde an derselben Orthostiche eine geförderte Nebenwurzel auftreten. Die Richtung dieser war normal; eine Ersatzreaktion kam somit nicht in Frage. Zur Erklärung diene folgende Betrachtung. Durch die lokale Zerstörung des

1) Ihr steht aber auf der entgegengesetzten Wundseite eine ausgleichende Wirkung gegenüber.

Rindengewebes und der Rindenspannung wird das angrenzende Stück des Zentralzylinders, gleich einer von einem Widerstand befreiten, gespannten Feder bestrebt sein, sich infolge seiner ursprünglichen negativen Spannung zu kontrahieren. Da die Versuchsanordnung eine entsprechende Krümmung der Wurzel aber nicht zuließ, so hätte strenggenommen, wenn es sich um starre Körper handelte, die Spannung nach wie vor bestehen bleiben müssen. Da aber die Gewebe hinreichend elastisch sind, so konnte ein Ausgleich dadurch zustande kommen, daß das betreffende Stück des Zentralzylinders sich kontrahierte bezw. entspannte auf Kosten einer Zugwirkung, die auf die nächsten ober- bezw. unterhalb der Wunde angrenzenden Partien des Zentralzylinders ausgeübt wurde, so daß hier eine lokale Erhöhung der negativen Spannung eintrat. Was aber in der vorstehenden Darstellung kaum meßbare Größen bedeutet, nimmt greifbarere Werte an unter der verstärkenden Mitwirkung der schon früher besprochenen Wachstumshemmungen infolge der Wunde, die in gleichem Sinne Spannungsänderungen hervorrufen, so daß unter besonders günstigen Bedingungen die lokale Erhöhung der negativen Spannung des Zentralzylinders daselbst eine entsprechende Reaktion der Nebenwurzeln auslösen kann.

Es sei übrigens bemerkt, daß eine „mechanische" Krümmung der Hauptwurzel, die durch einseitige Verletzung der Zuwachszone hervorgerufen wird, in Erde, als Folge von deren Widerstand, die Form einer einseitigen, ungefähr halbkreisförmigen Ausbuchtung an der sonst mehr oder minder geradebleibenden Hauptachse annimmt. Die Ansatzstellen dieser Ausbuchtung stellen wiederum für sich Krümmungen dar, die nach der entgegengesetzten Seite gerichtet sind. Haupt- und Nebenkrümmungen zeigen dann meist im Nollschen Sinne lokale Förderung der Nebenwurzeln.

An gekrümmten Stellen der Wurzel lassen sich bekanntlich, wie schon Ciesielski (S. 18) feststellte, Unterschiede im anatomischen Bau der beiden antagonistischen Flanken nachweisen. Diese sind aber nach Noll (II, S. 398) und meinen eigenen Beobachtungen geringfügig und fehlen in dem Zentralzylinder, jedenfalls stehen sie mit dem Verhalten der Nebenwurzeln in keinem Zusammenhang. An Sprossen dagegen können unter gleichen Umständen bisweilen recht beträchtliche und charakteristische Änderungen im anatomischen Bau eintreten, die uns insofern besonders interessieren, als nach den neuesten Untersuchungen Büchers bei ihrem Zustandekommen Faktoren mitwirken, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den hier beschriebenen aufweisen. An gewaltsam gekrümmten Sprossen lassen sich nämlich anatomische Differenzen zwischen Konvex- und Konkavseite in gleichem Sinne nachweisen wie an Sprossen, die in horizontaler Lage künstlich an der geotropischen Aufrichtung gehindert wurden. Die Konvexseite der ersteren entspricht der Oberseite der letzteren. Bücher bezeichnet diese Reaktionen als Geotrophismus und Kamptotrophismus und führt sie auf eine spezifische Schwerkraftswirkung sowie auf gleichsinnige Spannungsverhältnisse der Gewebe zurück. Da Teilerfolge nur durch einfachen Druck, dagegen nicht durch einfachen Zug

erzielt werden konnten, so legt Bücher den Schwerpunkt auf das Vorhandensein von Spannungsdifferenzen, d. h. auf das gleichzeitige Bestehen von Druck und Zugspannung. Inwieweit zwischen diesem und unserem Problem eine gewisse Verwandtschaft besteht, wird allerdings erst näher zu untersuchen sein.

5. Zweigbildung und Krümmung der Hauptachse an nicht gewebebildenden Organismen.

Als wichtigstes Argument gegen die Bedeutung von Gewebespannungen hatte Noll (II, S. 411) an der Hand von Abbildungen erläutert, daß die Verzweigung von Zellfäden bezw. einzelligen Organismen wie z. B. Moosrhizoiden, Algen und Pilzhyphen den gleichen Gesetzmäßigkeiten wie die Wurzeln unterworfen sind, d. h. daß auf der Konvexseite von Krümmungen eine Förderung der Zweigbildung eintritt. Daß hierin ein prinzipieller Widerspruch nicht notwendigerweise gesehen werden braucht, hatte ich schon an anderer Stelle betont und dabei auf die Möglichkeit einer Vermittlung durch die gerade von Noll (III, S. 404) angenommenen „Formspannungen" im Protoplasmaschlauch der einzelnen Zelle hingewiesen.

Zurzeit kann ich aber überhaupt noch nicht dieses Argument resp. das oben genannte Tatsachenmaterial als durchaus beweiskräftig anerkennen. Noll (II, S. 412) hat selbst namentlich an dem Beispiel einer höheren Pflanze mit der Eventualität gerechnet, daß eine Krümmung der Hauptachse nicht Ursache, sondern Folge einer Zweigbildung sein kann. Diese Eventualität wird aber für einzellige Organismen bezw. Zellfäden fast zu einer Gewißheit, die allgemeine Gültigkeit beanspruchen darf, so lange nicht für jeden einzelnen Fall einwandfreie Gegenbeweise vorliegen, wie sie zurzeit aber jedenfalls fehlen.

Im Anschluß an Berthold (S. 636) hatte ich für monosiphone Algen bereits anderen Orts (S. 402) feststellen können, daß eine seitliche Auszweigung in der Mutterzelle notwendigerweise als Folge des hydrostatischen Turgordrucks eine rein mechanische Krümmung[1]) hervorrufen muß, deren Konvexseite mit dem Zweigansatz zusammenfällt. Bedingung ist nur, daß der Durchmesser der Seitenachse nicht zu sehr von dem der Hauptachse abweicht.

---

1) Wahrscheinlich unter korrelativer Mitwirkung von Wachstumsvorgängen.

Dies gilt nicht nur für regelmäßig verzweigte Thallome, sondern auch dort, wo die Verzweigung nur gelegentlich oder unter besonderen Umständen eintritt, wie z. B. bei den Konjugationsschläuchen bezw. Rhizoidbildungen von *Spirogyra*, *Mougeotia*[1]) usw. Einen sehr charakteristischen Fall beobachtete ich seinerzeit in Neapel, als *Bryopsis*-Pflänzchen *(Br. plumosa)* bei aufrechter Stellung seitlich und zwar annähernd senkrecht zur Verzweigungsebene der Fiedern belichtet wurden. Die Pflänzchen befanden sich in kurzen Glasröhren. Bisweilen bildete sich dann mitten auf der belichteten Seite der Hauptachse ein neuer kräftiger Hauptvegetationspunkt, der mit dem ersten Beginn der Vorwölbung eine nicht unerhebliche Krümmung oder Knickung der Mutterachse in dem oben beschriebenen Sinne hervorrief. Solange der Seitensproß sich noch nicht als solcher scharf abhob, erschien somit die Krümmung der Mutterachse zunächst als das primäre, während sie tatsächlich nur den Beginn der Zweigbildung darstellte, die sich z. B. auch durch lokale Veränderung der Farbe kennzeichnete.

Genau dieselben physikalischen Gesetze müssen notwendigerweise auch bei der Verzweigung der Moosrhizoiden und Pilzhyphen, die Noll genauer studiert hat, mitwirken. Seine Angaben vermögen auch nicht die sich hieraus ergebenden Konsequenzen zu entkräften. Aus der von Noll (II, S. 413) beigefügten Abbildung eines Pilzmycels geht hervor, daß die Anlage der Seitenäste dicht unterhalb des Vegetationspunktes der Mutterachse stattfinden kann. Das Widerstandsmoment der als Nährsubstrat benutzten Gelatine kann demzufolge auch nicht erheblich ins Gewicht fallen. Anderseits darf es aber auch nicht überraschen, daß, wenn das soeben erwähnte Widerstandsmoment ein größeres ist, oder das oben genannte Verhältnis der Durchmesser von Zweig- und Mutterachse nicht besteht, Krümmungen der Hauptachse nicht überall dort vorkommen, wo Zweigbildung stattgefunden hat. Inwieweit übrigens noch eine ungleiche Verteilung der Nährstoffe im Substrat die Zweigbildung im Nollschen Sinne beeinflußte, sei dahingestellt.

Diese Beispiele dürften für den Nachweis genügen, daß zurzeit von dem Verhalten der einzelligen Organismen bezw. von Zellfäden ein Aufschluß über die uns interessierenden Fragen nicht erwartet werden kann, da zu ihrer Erklärung die oben besprochenen physikalischen Gesetzmäßigkeiten durchaus genügen. Ob daneben auch

---

1) Um nur ein Beispiel herauszugreifen, sei auf die soeben von Pascher (S. 113) veröffentlichte Mitteilung hingewiesen.

ein Einfluß der Krümmung auf die Zweigbildung im Sinne der Nollschen Morphästhesie besteht, muß erst durch genauere Untersuchungen festgestellt werden.

V. Zusammenfassung.

In den vorstehenden Kapiteln haben wir eine Reihe von Faktoren kennen gelernt, die das Wachstum der Seitenwurzeln in mannigfacher und meist zweckmäßig erscheinender Weise beeinflussen. Dabei verdient ein Punkt besonders hervorgehoben zu werden. Die Nebenwurzeln sind der Einwirkung einer Reihe von Faktoren unterworfen, die sich, wie z. B. bei der Temperatur, Licht, Kulturmedium usw. als eine direkte, räumlich und zeitlich begrenzte darstellt. Eine Änderung dieser Bedingungen hat sofort eine solche im Verhalten der Wurzeln zur Folge. In anderen Fällen dagegen gibt uns der fertige Zustand der Nebenwurzeln in bezug auf Orientierung am Mutterorgan, Richtung zum Lot bezw. zur Hauptachse und andere Eigenschaften Zeugnis von Einflüssen, die bereits längst der Vergangenheit angehören Die Wirkung ist teilweise eine indirekte, insofern als die Nebenwurzeln zu jener Zeit häufig kaum oder noch gar nicht der Anlage nach vorhanden waren. Sie stellt sich als eine nachhaltige dar, insofern als die Anlagen bezw. die Wurzeln die ihnen aufgeprägten Eigenschaften über den Zeitpunkt der Einwirkung hinaus dauernd beibehalten. Dies gilt nicht nur für die bereits bekannten Wurzelkrümmungen, sondern auch für den Einfluß vorübergehender Trockenheit, Wachstumshemmung, traumatischer Einwirkungen, vollständigen oder partiellen Ersatzes der Hauptwurzel usw. In allen Fällen ist das Wachstum der Nebenwurzeln in weitgehendstem Maße von inhärenten Induktionen beherrscht.

Einige wichtigere Ergebnisse seien im folgenden zusammengestellt:

1. Die Entfernung eines mehr als 1—2 mm langen Stückes der Hauptwurzel hat eine Ersatzreaktion seitens der Nebenwurzeln zur Folge, die sich in bezug auf Intensität und Qualität von inneren Bedingungen, die mehr oder weniger den Bedürfnissen der Pflanze Rechnung tragen, abhängig erweist. Dekapitation innerhalb der Wachstumszone löst, wie schon Bruck feststellte, sehr rege Ersatztätigkeit aus. Wird dagegen darüber hinaus ein Stück der Hauptwurzel entfernt, ganz gleichgültig ob viel oder wenig, so tritt ein

Reaktionsminimum ein bezw. fehlt jeglicher Erfolg, sofern ein längeres Stück der Keimwurzel bestehen bleibt. Verkleinerung des Wurzelstumpfes über ein gewisses Maß hinaus hat wiederum ein Maximum zur Folge. Unter sonst gleichen Bedingungen reagieren kürzere (jüngere) Wurzeln stets kräftiger als längere (ältere).

2. Die Richtungsänderung der Ersatzwurzeln beruht im Gegensatz zu den Anschauungen Brucks und Czapeks auf geo- und autotropischem Stimmungswechsel.

3. Die Ersatztätigkeit tritt unabhängig von Verwundungen ein und ist durch Korrelationen in weitestem Maße bedingt. Sie wird durch Wachstumshemmnng, speziell des eigentlichen Vegetationspunktes, selbst dann ausgelöst, wenn diese vorübergehend nur ca. 40 Stunden eingewirkt hatte. Partieller Ersatz erfolgt auch ohne Störungen oder Eingriffe am Vegetationspunkt, wenn gewisse Zellbahnen innerhalb des Zentralzylinders durch seitliche Wunden unterbrochen werden und zwar nicht nur im Phloem, sondern ganz besonders auch im Xylem, Ernährungsstörungen spielen dabei als Ursache nur eine untergeordnete Rolle. Es wurde daher mit McCallum u. a. die Existenz spezifischer, die Organbildung der intakten Pflanze regulierender Reizwirkungen bezw. Hemmungsreize angenommen, deren Vermittlung durch bestimmte Bahnen lebender Zellen erfolgt. Die Induktion der Ersatzwurzeln erwies sich als dauernd inhärent, auch wenn der Hauptvegetationspunkt dauernd oder späterhin wieder normal funktionierte.

4. Gewisse Wurzeln *(Lupinus-, Phaseolus)* reagieren auf vorübergehende Erschwerung der Wasserversorgung zur Zeit, wo Nebenwurzeln noch nicht oder kaum vorhanden waren, nachträglich durch Steilerstellung der letzteren zum Horizont. Diese Wirkung wird meist schon durch 2—4 tägigen Aufenthalt in nicht völlig dampfgesättigter Atmosphäre oder wasserentziehenden Medien (Rohrzuckerlösung) hervorgerufen, auch dann, wenn die spätere Ausbildung und das Wachstum der Nebenwurzeln selbst sich unter normalen Kulturbedingungen in Erde vollzieht.

5. Seitliche Verletzungen der Hauptwurzel, vor Sichtbarwerden der Nebenwurzeln angebracht, bewirken traumatropische Ablenkungen dieser von der Wundseite fort. Durch Reizleitung, die sich in akropetaler Richtung leichter als in basipetaler vollzieht, können auch fernerstehende Seitenwurzeln in Mitleidenschaft gezogen werden. Bedingung ist eine, wenn auch nur indirekte Affizierung des Zentralzylinders bezw. des Perikambiums.

6. Der von Noll konstatierte und durch Morphästhesie erklärte Einfluß von Krümmungen der Hauptwurzel auf das Wachstum der Nebenwurzeln in Gestalt von Förderungen und seitlichen Ablenkungen, beruht auf Änderungen im Spannungszustande des Zentralzylinders, speziell des Perikambiums. Im Gegensatz zu den Erfahrungen Nolls lassen sich dieselben Wirkungen durch entsprechende Eingriffe wie Verletzungen, Herabsetzung des Turgors usw. unter Ausschluß von Formänderungen experimentell hervorrufen. Dabei braucht, wie in dem typischen Falle, die Einwirkung nur eine vorübergehende zu sein, während das Wachstum der Nebenwurzeln selbst sich unter regulären Verhältnissen abspielt. Die äußerlich ähnlich erscheinenden Gesetzmäßigkeiten bezüglich der Verzweigung einzelliger Organismen und Zellfäden beruhen, soweit sich bis jetzt feststellen läßt, auf anderen Ursachen; ein Rückschluß auf die Vorgänge an Wurzeln ist daher nicht ohne weiteres statthaft. Mit der Annahme von Formspannungen im Sinne Nolls scheinen die angeführten Beobachtungen jedoch nicht in Widerspruch zu stehen.

Literatur-Verzeichnis.

Berthold, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 13, 1882.

Boirivant, A., Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes. Ann. des sc. nat., 8. sér., bot. 6, 1897.

Bruck, W. F., Untersuchungen über den Einfluß von Außenbedingungen auf die Orientierung der Seitenwurzeln. Zeitschr. für allgem. Physiologie, Bd. III, 1904, Separatum.

Bücher, H., Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43, 1906.

Burns, G. P., Regeneration and its relation to traumatropism. Beihefte z. Bot. Centralblatt, Bd. XVIII, Abt. I, 1904.

Burns, G. P. und Hedden, M. E., Conditions influencing regeneration of hypocotyl. Beihefte z. Bot. Centralbl., Bd. XIX, 1906.

Czapek, F., I, Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss., Wien. Math.- naturw. Kl., Bd. 104, Abt. I, 1895.

— II, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, 1898.

Ciesielski, Th., Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Cohns Beiträge z. Biol. d. Pfl., Bd. I, Heft 2, 1872.

Darwin, Ch. u. Fr., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von V. Carus, Stuttgart, 1881.

Du Hamel du Monceau, Naturgeschichte der Bäume. Deutsch von Chr. Oelshafen von Schoellenbach, Teil I, 1764.

Elfving, F., Über einige horizontal wachsende Rhizome. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. II, 1882.

Errera, L., Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux. Recueil de l'institut bot. Léo Errera. Tome VI, 1906, Bruxelles.

Goebel, K., I, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch, 1884.

— II, Organographie. 1898.

— III, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biolog. Centralbl., Bd. XXII, 1902.

— IV, Morphologische und biologische Bemerkungen, 14. Weitere Studien über Regeneration. Flora, 92, 1903.

— V, Allgemeine Regenerationsprobleme. Wiss. Ergebn. d. Internat. bot. Kongresses Wien, 1905.

Hanstein, J., Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde und Folgerungen daraus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 2, 1860.

Hering, F., Über Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung des Wachsens, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 29, 1896.

Köhler, R., Über die plastischen und anatomischen Veränderungen bei Keimwurzeln und Luftwurzeln, hervorgerufen durch partielle und mechanische Hemmungen. Leipziger Dissert., 1902.

Kraus, G., Über die Wasserverteilung in der Pflanze, I. Festschrift zur Feier des hundertjähr. Bestehens der naturforsch. Ges. in Halle, 1879.

Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. Jena, 1903.

Lopriore, G., I, Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova Acta Acad. Leop. Carol., Bd. 66, 1896.

— II, Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. Wiss. Ergebn. d. internat. bot. Kongr., Wien, 1905.

McCallum, M. B., Regeneration in plants, I, II. Bot. Gaz., XL, 1905.

Mac Dougal, The curvature of roots. Bot. Gaz. 23, 1897.

Massart, J., La cicatrisation chez les végétaux. Bruxelles 1898.

Mer, E., I, Recherches expérimentales sur les conditions de développement des poils radicaux. Compt. rend., T. 88, 1879, Bd. I, S. 665.

— II, De l'influence des milieux sur la structure des racines. Ebenda, S. 1277.

Morgan, Th. H., Regeneration. Deutsch von M. Moszkowski, Leipzig, 1907.

Němec, B., I, Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XVIII, 1900.

— II, Über das Plagiotropwerden orthotroper Wurzeln. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XIX, 1901.

— III, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, 1901.

— IV, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena, 1901.

— V, Über Regenerationserscheinungen an angeschnittenen Wurzelspitzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXIII, 1905.

— VI, Studien über die Regeneration. Berlin, 1905.

Noll, F., I, Über eine neue Eigenschaft des Wurzelsystems. Niederrh. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn. Sitzbericht im Botan. Centralblatt, Bd. 60, 1894, S. 129.

Noll, F., II, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jahrb., herausgegeb. von Thiel, Berlin, Bd. XXIX, 1900.

— III, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biolog. Centralblatt, Bd. XXIII, 1903.

Nordhausen, M., Über basale Zweigverwachsungen bei *Cladophora* und über die Verzweigungswinkel einiger monosiphoner Algen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35, 1900.

Olufsen, L., Untersuchungen über Wundperiderm an Kartoffelknollen. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XV, 1903.

Pfeffer, W., I, Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893. Abh. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XX, math.-phys. Kl.

— II, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, 1904.

Pollock, J. B., The mechanism of root curvature. Bot. Gaz., Vol. XXIX, 1900.

Prantl, K., Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. I, 1874.

Reinhardt, M. O., Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran. Festschr. f. Schwendener, Berlin, 1899, Separatum.

Sachs, J., I, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. I, 1874.

— II, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. II, 1879.

— III, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Leipzig, 1887.

Schober, A., Das Verhalten der Nebenwurzeln in der vertikalen Lage. Bot. Zeitung, Bd. 56, 1898.

Simon, S., Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, 1904.

Spalding, V. M., The traumatropic curvature of roots. Ann. of Bot., 8, 1894.

Stahl, E., Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. II, 1884.

Stingl, G., Untersuchungen über Doppelbildung und Regeneration bei Wurzeln. Österr. bot. Zeitschr., 55, 1905.

van Tieghem, Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines des phanérogames. Ann. d. sc. nat. VII. sér. bot., T. 5, 1887.

Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich, I. Bonn, 1878.

Wakker, J. H., Onderzoekingen over adventive Knoppen. Academisch proefschrift, Amsterdam, 1885.

Winkler, H., Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyclamen-Arten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XX, 1902.

Beiträge zur Keimungs-Physiologie und -Biologie von Fucus.

Von

Hans Kniep.

Mit 12 Textfiguren.

I. Einleitung.

Das im folgenden mitzuteilende bezieht sich auf Untersuchungen, welche während eines von Ende August bis Mitte Dezember 1906 währenden Aufenthaltes in Bergen (Norwegen) angestellt wurden. Sie behandeln den Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Befruchtung und Keimung von *Fucus* und gingen dabei teils von rein physiologischen, teils von ökologischen Gesichtspunkten aus. Wenn daher die Fragestellungen ursprünglich von prinzipiell verschiedener Natur waren, so boten sich doch im einzelnen verschiedenerlei Berührungspunkte, welche eine gemeinsame Veröffentlichung der Ergebnisse rechtfertigen mögen.

Von den Faktoren, deren Wirkung ich untersuchte, sind in erster Linie das Licht und die Konzentration des Meerwassers zu nennen, mehr beiläufig machte ich auch einige Beobachtungen über den Einfluß der Temperatur. Bekanntlich hat Kolderup Rosenvinge[1]) gezeigt, daß sich bei befruchteten *Fucus*-Eiern die Polarität in derselben Weise durch das Licht induzieren läßt, wie das schon 1885 von Stahl[2]) für die Sporen von *Equisetum* nachgewiesen worden war. Bei einseitiger Beleuchtung erfolgt das Austreiben des Keimschlauchs an der vom Licht abgewandten Seite und die erste Querwand wird gewöhnlich senkrecht zur Lichtrichtung angelegt. Neuerdings hat dann H. Winkler[3]) dasselbe für *Cystosira*

1) Kolderup Rosenvinge, Om ydre faktorers inflydelse paa Organdannelsen, Kopenhagen 1888.

2) E. Stahl, Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1885.

3) H. Winkler, Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von *Cystosira barbata*. Ber. d. deutsch. botan. Ges., Bd. 18, 1900, S. 297 ff.

barbata konstatiert. Letzterer hat weiterhin die Zeit näher bestimmt, die zu dieser Induktion erforderlich ist, und dabei hat sich ergeben, daß der Ort, an welchem das Rhizoid hervorsproßt, schon fest determiniert ist, noch ehe sich äußerlich an der Eizelle irgend welche Veränderungen erkennen lassen. Diese Tatsache bildet für die Erklärung des ganzen Vorgangs zweifellos einen Fortschritt, wenn sie auch noch nicht ausreicht, eine sichere Vorstellung über die Art und Weise, wie wir uns das Eingreifen des äußeren Agens zu denken haben, zu schaffen.

Es war in erster Linie diese letztere Frage, welche mich veranlaßte, die Angaben K. Rosenvinges und Winklers nachzuprüfen und zu erweitern. Dabei mußte es auch interessant sein, zu wissen, ob das Licht der einzige äußere Faktor ist, der die Polarität der Eizelle induzieren kann, oder ob derselbe Erfolg noch auf anderem Wege durch äußere Bedingungen erreichbar ist. In Zusammenhang mit der eben berührten Frage steht eine andere, der ich ebenfalls näher zu kommen suchte, die Frage nach den Beziehungen zwischen Keimung bezw. Wachstumsrichtung und Zellteilung. Dies führte mich dazu, außer dem Einfluß des Lichtes denjenigen der Temperatur und vor allem der Konzentration des Meerwassers zu untersuchen.

Die Wirkung des letzteren Faktors auf die Befruchtung und Keimung genauer zu kennen, schien noch aus einem andern Grunde wünschenswert. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es der geringe Salzgehalt ist, der dem Vordringen des *Fucus* in der östlichen Ostsee und anderen Meeresabschnitten, in denen sich ähnliche Bedingungen finden, eine Grenze setzt. Überhaupt ist gerade der Salzgehalt einer derjenigen Faktoren, welche für das Gedeihen der Meeresalgen die wichtigste Rolle spielen, und nicht nur für deren Vordringen in horizontaler Richtung nach Meeresteilen, in denen eine allmähliche Abnahme der Konzentration stattfindet, ist er wesentlich, sondern auch für die Anordnung der einzelnen Arten in vertikaler Richtung hat er, wenigstens in vielen Fällen, eine gewisse Bedeutung, wenn auch für die letztere Erscheinung, wie sich aus dem folgenden ergeben wird, zweifellos noch andere Umstände verantwortlich zu machen sind.

Es bedarf bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse keiner näheren Begründung, daß es unmöglich ist, die komplizierten Reizvorgänge, die die oben erwähnten Erscheinungen ausmachen, im einzelnen aufzuklären. Auf diesem uns noch fast völlig ver-

schlossenen Gebiete muß jeder Schritt mühsam erkämpft werden, und da uns die Möglichkeit nicht offen ist, die Vorgänge im Plasma selbst zu beobachten, so sind wir auf Schlüsse angewiesen, die uns in der Mehrzahl der Fälle nur über das Vorhandensein bestimmter Vorgänge unterrichten können, über deren eigentliche Natur aber im besten Falle nur Aussagen gestatten, die sich in sehr allgemeinen Grenzen halten. Die folgenden Mitteilungen können daher nicht Anspruch darauf erheben, alle die erwähnten Punkte durch bis ins einzelne gehende Untersuchungen aufzuklären; sie wollen nur einige der aufgeworfenen Fragen näher präzisieren und deren Lösung in Angriff nehmen.

Fast noch unsicherer als mit den physiologischen ist es mit der Erschließung der ökologischen Probleme, die die Lebensweise und Verteilung der Meeresalgen zum Gegenstand haben, bestellt. Das liegt einerseits in der Natur der Sache, denn eine absolute Exaktheit ist nur bei der kausalen Erforschung der Naturvorgänge möglich, jede finale (teleologische) Betrachtung muß sich mit einem mehr oder weniger hohen Grade von Wahrscheinlichkeit begnügen, wenigstens dann, wenn sie sich nicht mit der bloßen Feststellung von zweckmäßigen Geschehensweisen begnügt, sondern deren Zustandekommen in irgendwelcher Weise zu verstehen sucht. Auf der anderen Seite sind aber gerade unsere Kenntnisse von den physikalischen Bedingungen im Meere noch äußerst lückenhafte, und wenn auch in den letzten Jahren durch die rastlose Tätigkeit der hydrographischen Forschung vieles neue bekannt geworden ist, so bewegen sich doch diese Untersuchungen meistens noch in sehr allgemeinen Bahnen. Gerade für die Pflanzengeographie des Meeres sind aber eingehende Spezialuntersuchungen erforderlich, und erst wenn diese vorhanden sind, wird es uns möglich sein, einen Überblick über die Lebensbedingungen dieser Organismen zu gewinnen und daraus dann die allgemeinen Prinzipien der Pflanzenverteilung im Meere abzuleiten.

Inwieweit derartige Ableitungen berechtigt sind, darüber hat in letzter Linie auch hier das Experiment zu entscheiden. Auch dann wird dieses schon gute Dienste leisten, wenn wir noch nicht imstande sind, die physikalischen Bedingungen genau zu übersehen, indem es zu Arbeitshypothesen führt und damit wiederum der hydrographischen Untersuchung bestimmte Richtungen angibt. Da, wo die Verhältnisse einfacher liegen, kann schon durch die bloße Beobachtung viel gewonnen werden; die bekannten Untersuchungen

von Berthold[1]) über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel haben gezeigt, wie weit man auf diesem Wege gelangen kann. In komplizierten Fällen sind wir jedoch noch gänzlich auf Vermutungen angewiesen. Das beweist allein ein Beispiel, auf welches ich im folgenden Abschnitte kurz zu sprechen kommen werde: die vertikale Verteilung der einzelnen *Fucus*-Arten an den nordischen Küsten. Wir werden sehen, daß sich hier vor allem auch der Mangel einer genauen Kenntnis des physiologischen Verhaltens der Organismen der biologischen Forschung hinderlich in den Weg stellt.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir *Fucus serratus*, *F. versiculosus* und *F. spiralis*, drei Arten, welche an den norwegischen Küsten außerordentlich häufig sind. In der Nähe von Bergen kommen sie in großer Menge im äußeren Teile des Puddefjord vor, von wo ich stets frisches Material bekommen konnte. Um die einzelnen Versuchsergebnisse gut miteinander vergleichen zu können, verwandte ich nur Pflanzen, die von dem gleichen Standort stammten.

Für das freundliche Entgegenkommen und die freigebige Überlassung der Institutsmittel bin ich dem Direktor der biologischen Station, Herrn B. Helland-Hansen, zu größtem Danke verpflichtet.

II. Der Einfluß des Salzgehalts auf die Befruchtung und Keimung.

Aus einer großen Reihe von Beobachtungen geht übereinstimmend hervor, daß die *Fucus*-Arten, insbesondere *Fucus vesiculosus* und *serratus* innerhalb ziemlich weiter Grenzen fähig sind, sich an verschiedene Salzgehalte anzupassen. Die Verteilung der Meeresalgen in der östlichen Ostsee und im Bottnischen Meerbusen ist zuerst eingehender von Krok[2]), später von Svedelius[3]) studiert worden, über das Vordringen derselben in den Finnischen Meerbusen verdanken wir Gobi[4]) einige Mitteilungen. Es ist all-

1) G. Berthold, Verteilung der Algen im Golf von Neapel, Mitt. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 3, 1882, S. 431.

2) Krok, Bidrag till Kännedomen om Algfloran i inre Östersjön och Bottniska viken. Öfvers. af Kongl. Vetenskaps Akademiens Förhandlingar Stockholm, Bd. XXVI, 1869, S. 67 ff.

3) N. Svedelius, Studier öfver Österjöns Hafsalgflora. Akad. Afh., Upsala, 1901.

4) C. Gobi, Die Brauntange des Finnischen Meerbusens. Mém. de l'Acad. d. Sciences de St. Petersb., VII. série, T. XXI No. 9, 1874.

bekannt, daß in der Ostsee von Westen nach Osten bezw. Norden (Bottnischer Busen) der Salzgehalt allmählich abnimmt, am schnellsten wird das Oberflächenwasser angesüßt, da das Wasser der in die Ostsee mündenden Flüsse infolge seiner geringen Dichte sich naturgemäß an der Oberfläche hält. Aber auch das Tiefenwasser wird, je weiter man in den bottnischen oder finnischen Meerbusen vordringt, von dieser Aussüßung betroffen. Während wir zwischen der Kieler und Eckernförder Bucht, wo das Oberflächenwasser 13,63 ‰ Salz enthält, in 11,3 m Tiefe einen Salzgehalt von 15,06 ‰ finden, treffen wir in dem Fehmarnbelt in 10 m Tiefe noch 13,23 ‰ Salz (an der Oberfläche nur 8,74 ‰), bei Haparanda, am Ende des bottnischen Meerbusens in 9 m Tiefe dagegen nur 2,818 ‰ (Oberfläche 1,505 ‰)[1]. Der Salzgehalt des Oberflächenwassers beginnt bereits nördlich von Gefle unter 5 ‰ zu sinken[2]. Hier liegt nun ungefähr für *Fucus vesiculosus* die äußerste Grenze des Vorkommens[3], während *F. serratus* nicht so weit vorzudringen vermag. Dessen Verbreitungsgebiet erreicht bereits bei Gotland seine nördliche Grenze, wo der Salzgehalt des Oberflächenwassers durchschnittlich noch über 7 ‰ beträgt und in 1—3 m Tiefe, wo diese Art meist anzutreffen ist, noch etwas höhere Werte erreicht. Da die Ursache dieser physikalischen Verhältnisse in der Ostsee in dem Umstande liegt, daß die Ostsee ein Binnenmeer ist und als solches vom Lande her eine beträchtliche Süßwasserzufuhr erhält, so kann es uns nicht wundernehmen, daß wir an der norwegischen Küste, wo sich ähnliche Binnengewässer im kleinen finden, auch ähnlichen Bedingungen und dementsprechend einer ähnlichen *Fucus*-Vegetation begegnen. Besonders in denjenigen Fjorden, die tief in das Land einschneiden und in deren innerstem Teil gewöhnlich das Wasser stark ausgesüßt ist, läßt sich das beobachten. Um nur ein Beispiel zu nennen, so möchte ich eine Beobachtung Kleens[4] kurz mitteilen, welche er in einem „Pollen" im nördlichen Norwegen gemacht hat. Dieser „Pollen"

1) Vgl. G. Karsten in Jahresber. der Kommission zur wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel, Jahrg. I, Berlin 1871, S. 44; ferner Ackermann, Beitr. z. phys. Geogr. d. Ostsee, Hamburg 1883, S. 160, 163.

2) s. Krok, a. a. O. S. 69 und Roth, Allgemeine und chem. Geologie I, Berlin 1879, S. 516.

3) Krok, a. a. O., S. 80.

4) E. Kleen, Om Nordlandens högre Hafsalger. Öfversigt af kongl. Vetensk. Akad. Förhandlingar, Stockholm 1874, No. 9, S. 9.

ist ein abgeschlossenes Becken, das nur durch einen langen, schmalen Kanal mit dem Balnæsfjord, einem Teil des bei Bodö gelegenen Skjærstadfjords, in Verbindung steht. Der Balnæsfjord liegt nun an sich schon ziemlich weit vom offenen Meere entfernt und schneidet tief in das Land ein. Der Salzgehalt seines Wassers ist also ohne Zweifel ziemlich gering, zumal er nach Kleens Messungen bei Bodö und im Skjærstadfjord nur Werte von 10,25 ‰ bezw. 10,12 ‰ hat. Im Pollen selbst ist das Wasser sicher noch salzärmer als im Balnæsfjord, denn hier findet von den Ufern her ein ständiges Herabrieseln von Süßwasser statt, im Vergleich zu welchem die Menge des durch den Kanal zugeführten Salzwassers nicht sehr groß ist. Die Algenverteilung ist nun folgende: Im Pollen selbst findet sich nur *Fucus ceranoides*, eine typische Brackwasserform, die im allgemeinen Wasser von 2 bis 3 ‰ Salzgehalt aufsucht. Im Kanal schwindet nach dem Pollen zu zuerst *Fucus serratus*, dann *F. vesiculosus* und *F. Sherardi*, endlich *Ascophyllum nodosum*, das an der äußersten Grenze seines Vorkommens in einer besonderen, kleinen, sterilen und blasenlosen Form (wahrscheinlich *forma scorpioides*) auftritt.

Eine bemerkenswerte Erscheinung, auf die ich schon an anderer Stelle kurz hingewiesen habe[1]), ist nun die, daß, wie das hier für *Ascophyllum* angegeben wird, auch *Fucus vesiculosus* umso seltener fruchtet, je weiter er in Gebiete von geringerem Salzgehalte vordringt. Die in der östlichen Ostsee vorkommenden Brackwasserformen dieser Art sind meist steril und lassen sich mit der gewöhnlich das ganze Jahr über reichlich fruchtenden normalen Form nicht vergleichen. Das geht sowohl aus den Beobachtungen Kroks wie aus denen von Svedelius hervor[2]).

Vom Standpunkte der Selektionstheorie ausgehend, könnte man vielleicht vermuten, daß die vegetativen Formen unter diesen Bedingungen besser gedeihen und die anderen im Kampfe ums Dasein verdrängt haben. Es ist aber auch möglich, daß der geringere Salzgehalt diejenigen spezifischen Vorgänge, die zur Entwickelung der Konzeptakeln führen, verhindert, in Aktion zu treten. Wie dem nun auch sei, ob das eine oder das andere zu-

1) Vgl. Kniep, Über das spezifische Gewicht von *Fucus vesiculosus*. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXV, 1907, S. 95.

2) Krok, a. a. O. S. 70, Svedelius a. a. O. S. 92.

Vgl. auch Oltmanns Morph. u. Biol. d. Algen, II, S. 233.

trifft[1]), man wird nicht leugnen können, daß dann, wenn die Konzentration des Meerwassers, die gerade noch die Befruchtung ermöglicht, höher ist als die untere Grenzkonzentration für das vegetative Wachstum, das Ausbleiben der Konzeptakelbildung in Salzgehalten, die zwischen beiden Grenzwerten liegen, eine zweckmäßige Materialersparnis darstellen würde. Ob zwei derartige Grenzwerte existieren, habe ich durch einige Versuche zu entscheiden gesucht.

Zunächst stellte ich fest, inwieweit die Spermatozoiden in ihrer Bewegungs- und Lebensfähigkeit von dem Salzgehalt abhängig sind. Das Ergebnis dieser Versuche ist in folgendem zusammengestellt:

Konzentration d. Meerwassers in ‰	*Fucus serratus*	*Fucus vesiculosus*	*Fucus spiralis*
30—16	Bewegung sehr lebhaft	Bewegung sehr lebhaft	Bewegung sehr lebhaft
15	Bewegung unverändert	Bewegung unverändert	Bewegung etwas gehemmt
14	„ „	„ „	
13	„ „	„ „	Bewegung zunehmend schwächer
12	„ „	„ „	
11	Bewegung ein wenig geschwächt	Bewegung kaum schwächer	
10	weniger lebhaft	weniger lebhaft	Bewegg. sehr langsam
9	gegen 10‰ etwas geschwächt	„ „	Nur vereinzelte Spermatozoiden schwärmen und kommen bald zur Ruhe
8	Bewegung noch langsamer	Bewegung langsamer	viele zeigen schwache Pendelbewegungen und sterben bald ab
7	nur wenige Spermatozoiden schwärmen langsam und kommen bald zur Ruhe	Die Zahl der langsam schwärmenden etwas größer als bei *F. serratus* und ihre Beweg. etwas lebhafter	
6	Kein Ausschwärmen mehr. Nach kurzer Zeit sind alle Spermatozoiden abgestorben	Einige bewegen sich pendelnd hin und her und sterben bald ab	Alle bewegungslos und tot

1) Ich möchte nicht unterlassen, hervorzuheben, daß mir, auf Grund verschiedener gelegentlicher Beobachtungen, die letztere Annahme, nach der es sich um einen direkten Einfluß der äußeren Bedingungen handelt, die weitaus wahrscheinlichere ist. Damit soll jedoch keineswegs gesagt sein, daß dies zugleich die eventuelle Zweckmäßigkeit der Einrichtung erklären würde. Ein derartiger Standpunkt würde die Annahme der direkten Anpassung im alten Lamarckschen Sinne bedeuten und die Wirkung äußerer Faktoren gemäß dem Pflügerschen Satze, daß ein Bedürfnis zugleich die Ursache seiner Befriedigung in sich schließt, annehmen. Hierin liegt aber meines Erachtens eine Verkennung des prinzipiellen Unterschieds zwischen kausaler Erklärung und finaler (teleologischer) Betrachtungsweise. Ein Übergreifen von dem einen Gebiete in das andere kann

Diese Versuche wurden mehrmals mit gleichem Erfolge wiederholt. Über die Art und Weise, wie sie angestellt wurden, ist nur weniges hinzuzufügen. Die Tange wurden im Laboratorium ausgebreitet, um etwas zu trocknen, darauf wurden die Skaphidien tragenden Sprosse in eine feuchte Kammer (unter Glasglocken) gelegt. Die Oogonien und Antheridien treten dann, wie bereits seit Thuret bekannt ist[1]), meist in kurzer Zeit aus. Ich verwandte zu jeder Versuchsreihe möglichst Antheridien von demselben Konzeptakelzweig, waren das zu wenig, so suchte ich wenigstens alle von derselben Pflanze zu nehmen. Natürlich konnte nur solches Material in Betracht kommen, bei welchem die Spermatozoiden unter normalen Bedingungen (in 30‰ Salzgehalt) alle lebhaft ausschwärmten. Wenn der Raum, in dem die Konzeptakeln liegen, nicht feucht genug ist, so kann man oft beobachten, daß die Antheridien geschädigt werden. Bei Übertragung in Seewasser treten die Spermatozoiden dann zwar aus, aber sie schwärmen nicht. Auch habe ich mehrfach Schädigungen beobachtet, wenn ich die Antheridien mit Metallinstrumenten in das Wasser übertrug. Bei sorgfältiger Beobachtung dieser Vorsichtsmaßregeln ist indessen das Material durchaus nicht immer zum Versuche brauchbar, und man kann oft Konzeptakeln sehen, deren Antheridien sehr üppig austreten, beim Übertragen ins Meerwasser aber nur sehr wenig bewegliche Spermatozoiden entlassen. Das ist wohl in den meisten Fällen eine Frage des Alters. Die Versuche wurden in Uhrschälchen angestellt, die mit den verschiedenen Wasserproben gefüllt waren und in welche die ausgetretenen, roten Antheridienhäufchen direkt von den Konzeptakeln übertragen wurden.

Wenn wir das Ergebnis der Versuche kurz überblicken, so geht daraus hervor, daß die Grenzen des Salzgehalts, innerhalb deren ein normales Ausschwärmen der Spermatozoiden möglich ist, sehr weite sind; sie liegen für *Fucus serratus* und *vesiculosus* zwischen 35‰ und 12‰. Unterhalb 12‰ wird die Bewegung schwächer, in 6‰ ist bei keiner der Arten noch eine Bewegung der Spermatozoiden bemerkbar, mithin muß die untere Grenze für die Befruchtungsmöglichkeit oberhalb dieses Wertes liegen. *Fucus*

---

nur unter der Voraussetzung stattfinden, daß das materielle Geschehen von psychischen Kräften beeinflußt wird. Diese Voraussetzung scheint mir aber in das Gebiet des Undenkbaren zu gehören.

1) G. Thuret, Recherches sur la fécondation des Fucacées. Ann. des sciences naturelles, Bot. IV. série T. II, 1854, S. 211.

spiralis ist deshalb bemerkenswert, weil seine Spermatozoiden gegen geringen Salzgehalt erheblich empfindlicher sind als die der anderen Arten.

Um nun die untere Schwelle des Salzgehalts, bei welcher gerade noch eine Befruchtung stattfinden kann, festzustellen, ging ich einfach in der Weise vor, daß ich die aus den Konzeptakeln frisch ausgetretenen Oogonien direkt in die verschiedenen Konzentrationen übertrug und entweder sofort besamte, oder die Antheridien kurz zuvor in das Wasser brachte. Die Menge der zugegebenen Spermatozoiden war stets, soweit sich abschätzen läßt, ungefähr die gleiche, und zwar eine sehr reichliche. Hierauf zu achten ist deshalb nötig, weil bekanntlich die Zahl der sich entwickelnden Eier von der Menge des Spermas bis zu einem gewissen Grade abhängig ist und unter sonst normalen Bedingungen nur dann auf eine Befruchtung und Keimung aller oder nahezu aller Eier gerechnet werden kann, wenn die Menge der Spermatozoiden die der Eier um vieles übertrifft [1]).

Es stellte sich zunächst heraus, daß in allen Konzentrationen, in denen das Sperma bewegungsfähig war, die Oogonien stark umschwärmt wurden. Die Oogonien selbst verhalten sich je nach dem Salzgehalt der Lösung, in der sie sich befinden, verschieden. Während die reifen Oogonien in Meerwasser von 20—30 ‰ Salzgehalt schon bald nach der Übertragung die Eier entleeren, platzen sie in niederen Konzentrationen nicht bezw. viel schwerer. Worauf das beruht, vermag ich nicht anzugeben. Nur eine eingehende Kenntnis des Öffnungsmechanismus der Oogonien könnte hierüber Aufschluß geben.

Die folgenden Versuche lassen die Wirkung des Salzgehalts auf die Eier bei und nach der Befruchtung resp. der Vermischung mit den Antheridien erkennen.

1. *Fucus serratus*.

Die frisch ausgetretenen Oogonien wurden direkt von den Konzeptakeln in die verschiedenen Wasserproben übertragen, welche vorher mit Antheridien versehen worden waren. Die Spermatozoiden

---

1) Ganz dasselbe gilt auch für die Echinodermen, worauf neuerdings Boveri (Verh. phys. med. Ges., Würzburg, N. F., Bd. 35, 1902) und Godlewski jun. (Archiv f. Entwickelungsmechanik, Bd. 20, 1906, S. 584) ausdrücklich hingewiesen haben.

waren sehr gut beweglich. In jede Wasserprobe wurden 2—300 Eier gebracht. Die folgende Tabelle gibt den Befund 5 Tage nach Beginn des Versuchs an.

Konzentration des Meerwassers in ‰		Anzahl der gekeimten Eier im Verhältnis zu der Gesamtmenge der in jedem Kulturgefäß befindlichen in %
9	Alle Eier tot	0
10	7 % der Eier lebend, davon 7 % gekeimt. Sämtliche Eier in den Oogonienhäuten eingeschlossen	0,49
11	27 % der Eier lebend, davon 5 % gekeimt. Alle Oogonien geschlossen, einige jedoch gelockert .	1,35
12	44 % der Eier lebend, davon 19 % gekeimt. Alle Oogonien geschlossen, aber eine größere Anzahl gelockert	9,5
13	14 % der Eier aus den Oogonien ausgetreten, davon 88 % lebend; von letzteren 48 % gekeimt. Die Oogonien meist stark gelockert. Von den eingeschlossenen Eiern 52 % lebend, davon 21 % gekeimt	15,3
14	53 % der Eier frei, davon 82 % lebend; von letzteren 43 % gekeimt. Von den eingeschlossenen Eiern 66 % lebend, davon 13 % gekeimt .	18,7
15	78 % der Eier frei, davon 87 % lebend; von letzteren 52 % gekeimt. Von den in den Oogonien befindlichen 80 % lebend, davon 10 % gekeimt	34,9
16	72 % der Eier frei, davon 80 % lebend; von diesen 90 % gekeimt. Von den in den Oogonien befindlichen 68 % lebend, davon 21 % gekeimt	55,7
20	Nur ganz vereinzelte Oogonien noch geschlossen. Von den ausgetretenen Eiern 81 % lebend, davon 92 % gekeimt	75
30	Alle Oogonien geöffnet. Alle Eier gekeimt . .	100

2. *Fucus vesiculosus.*

Versuchsanstellung dieselbe wie bei I. Die Tabelle gibt den Befund 4 Tage nach Beginn des Versuchs an.

Konzentration des Meerwassers in ‰		Anzahl der gekeimten Eier im Verhältnis zu der Gesamtmenge der in jedem Kulturgefäß befindlichen in %
6	Alle Eier tot, kein Oogonium geöffnet	0
7	Alle Eier tot, einige aus den Oogonien ausgetreten	0
8	Einige Eier frei	1,2
9	Mehrere Oogonien stark gelockert und 8 lebende Zellen enthaltend. Die Zahl der lebenden Eier beträgt 47%, fast alle sind ungekeimt, viele dagegen mit Membran umgeben und plasmolysierbar	2
10	Die meisten Oogonien stark gelockert; viele Eier ausgetreten. Bei einer großen Zahl Membran nachweisbar	1,2
11	56% der Eier ausgetreten, von diesen 90% lebend. Von letzteren 40% gekeimt. Die ungekeimten, zum Teil mit Membran umgebenen Eier fast alle noch am Leben. Von den in den Oogonien befindlichen nur sehr wenige (etwa 1%) gekeimt	20,6
12	78% der Eier ausgetreten, davon 90% am Leben. Von letzteren 90% gekeimt. Von den in den Oogonien befindlichen, gelockerten Eiern 73% lebend und 60% gekeimt	76,3
13	Nur ganz vereinzelte Oogonien nicht geplatzt. 92% aller Eier lebend und gekeimt; auch in den geschlossenen Oogonien haben viele gekeimt	92
14	Befund ungefähr derselbe	94
15	Befund ungefähr derselbe	95
16	Befund ungefähr derselbe	96
20	Befund ungefähr derselbe	96
30	Befund ungefähr derselbe	97

3. *Fucus spiralis*.

Versuchsanstellung wie bei I und II. Da die Art zum Unterschiede von den beiden anderen hermaphrodit ist, mußten natürlich Oogonien und Antheridien gleichzeitig in die Lösungen übertragen werden. Eine Folge davon war, daß die Menge der Spermatozoiden nicht abgemessen werden konnte; sie war eine geringere als in den vorigen Versuchen und meist unter normalen Bedingungen nicht ausreichend, um alle Eier zu befruchten, wenngleich ihre Zahl auch die der Eier um ein ganz bedeutendes übertraf. Hierauf ist es zum Teil zurückzuführen, daß die untere Grenzkonzentration für die Befruchtung bei dieser Art sehr hoch liegt (vgl.

untenstehende Tabelle); in erster Linie ist dafür jedoch das Verhalten der Spermatozoiden verantwortlich zu machen, welche, wie wir sahen, gegen niedrigen Salzgehalt viel empfindlicher sind, als diejenigen von *F. serratus* und *vesiculosus*. — Hervorheben muß ich noch, daß bei der Versuchsanstellung darauf zu achten ist, daß man frisch ausgetretene Oogonien und Antheridien verwendet, da es sonst leicht vorkommen kann, daß einige Eier schon vor der Übertragung in die Lösungen befruchtet sind, was den Versuch selbstverständlich unbrauchbar machen würde.

Folgende Tabelle gibt den Befund zwei Tage nach Ansetzen des Versuchs an.

Konzentration des Meerwassers in ‰		Anzahl der gekeimten Eier im Verhältnis zu der Gesamtmenge der in jedem Kulturgefäß befindlichen in %
6	Alle Eier in den Oogonien eingeschlossen und tot	0
11	Einige Eier frei, mehrere Oogonien gelockert, jedoch alle Eier tot	0
12	Von den wenigen freien Eiern einige lebend; dasselbe gilt von den in den gelockerten Oogonien befindlichen. Vereinzelte mit Membran umgeben, aber keins gekeimt	0
13	Verhalten wie im vorigen Fall	0
14	Verhalten wie im vorigen Fall	0
15	Alle Oogonien gelockert, nur wenige Eier ausgetreten. Die Mehrzahl lebend. Einige der ungekeimten mit Membran	1
16	Befund etwa derselbe; fast alle Eier am Leben	3
17	Viele Eier frei, alle lebend. Von den umgekeimten einige mit Membran	10
18	Befund ungefähr derselbe, aber viel mehr gekeimt	50
19	Befund ähnlich	60
20	Sehr viele Eier frei	62
30	Alle Eier frei	90

Die mehrfache Wiederholung der Versuchsreihen I—III führte insofern immer zu dem gleichen Ergebnis, als mit aufsteigender Konzentration auch die Zahl der Keimlinge zunahm. Daß dabei in den Prozentzahlen im einzelnen Schwankungen zu verzeichnen waren, ist nicht zu verwundern, besonders, wenn man bedenkt, daß bei diesen Versuchen, wie schon erwähnt wurde, immer mehr oder weniger unkontrollierbare Umstände mitspielen. Als ein solcher

muß vor allen Dingen das Alter der Oogonien gelten, von dem es wieder abhängt, ob die Eier bei geringerem Salzgehalt austreten oder nicht. Was die untere Grenzkonzentration, bei der gerade noch eine Keimung der in den niederen Konzentrationen befruchteten Eier stattfindet, anbetrifft, so fand ich sie für *Fucus serratus* konstant, bei *Fucus vesiculosus* beobachtete ich einmal, daß erst in 10 ‰ Salzgehalt Keimung eintrat, für *F. spiralis* ergab die erste Wiederholung das gleiche Resultat, bei der zweiten zeigten sich in der 12 ‰ Salz enthaltenden Lösung einige Keimlinge. Es mag sein, daß hier zufällig besonders viele Spermatozoiden vorhanden waren (von deren Menge ja das Resultat, wie oben bemerkt, in hohem Maße abhängt) und daß außerdem das Reifestadium der Eier besonders günstig war. Das Gesamtergebnis der Versuchsreihen, daß nämlich von den drei Arten, soweit die Möglichkeit der Befruchtung in Betracht kommt, *Fucus spiralis* gegen niederen Salzgehalt die empfindlichste, *F. vesiculosus* dagegen die widerstandsfähigste ist, wird durch diese Ungleichheiten nicht berührt.

Der allgemeinen Besprechung dieses Ergebnisses möge die Mitteilung einiger weiterer Versuchsreihen vorausgehen, die die angeführten ergänzen. Wir sahen bereits, daß dasjenige Moment, welches bei den vorigen Versuchen am schwersten kontrollierbar war und in bezug auf welches sich demgemäß die erheblichsten Verschiedenheiten zeigten, das Öffnen der Oogonien ist. Es mußte daher wünschenswert erscheinen, die Versuche unter Ausschluß dieses Faktors zu wiederholen. Daß hierzu nur die beiden diözischen Formen, nicht aber der zwitterige *F. spiralis* Verwendung finden konnte, ergibt sich aus dem folgenden von selbst.

Um die Oogonien zum Platzen zu bringen, wurden sie zunächst in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt übertragen. Nachdem alle Eier frei waren (was etwa $^1/_2$—$1^1/_2$ Stunden in Anspruch nimmt), wurde das Wasser durch langsames Zupipettieren schwächerer Lösungen verdünnt und der Salzgehalt innerhalb 2 Stunden allmählich auf 9 ‰ gebracht. Aus dieser Lösung wurden die Eier dann in die Untersuchungsflüssigkeiten langsam übertragen und sofort mit Sperma vermischt. Die Eier erleiden dadurch keinerlei Schädigung, wie die Tatsache beweist, daß sie, wiederum langsam in 3 proz. Seewasser überführt und nun befruchtet, alle oder nahezu alle keimen.

4. *Fucus serratus.*

Die Tabelle gibt das Ergebnis 5 Tage nach Ansetzen des Versuchs an.

Konzentration des Meerwassers in ‰		Anzahl der gekeimten Eier im Verhältnis zu der Gesamtmenge der in jedem Kulturgefäß befindlichen in %
6	Alle Eier tot	0
7	Alle Eier tot	0
8	53% der Eier lebend, keins gekeimt, aber die meisten mit Membran umgeben	0
9	54% lebend, davon 6% gekeimt. Die ungekeimten größtenteils mit Membran umgeben	3,2
10	64% lebend, davon 16% gekeimt. Die ungekeimten mit Membran umgeben, vereinzelte auch mit einer Querwand	10
11	80% lebend, davon 40% gekeimt. Die ungekeimten verhalten sich ebenso wie im vorigen Versuch	32
12	87% lebend, davon 57% gekeimt. Ungekeimte wie im vorigen Versuch	49,6
13	91% lebend, davon 88% gekeimt. Ungekeimte wie im vorigen Versuch	80
14	93% lebend, davon 94% gekeimt. Ungekeimte wie im vorigen Versuch	87,4
15	96% lebend, davon 96% gekeimt. Ungekeimte wie im vorigen Versuch	92,2
16	97% lebend, davon 97% gekeimt. Ungekeimte wie im vorigen Versuch	94,1
20	97% lebend, davon 97% gekeimt. Ungekeimte wie im vorigen Versuch	94,1
30	95% lebend, davon 96% gekeimt. Ungekeimte wie im vorigen Versuch	91,2

5. *Fucus vesiculosus.*

Die Tabelle gibt den Befund 3 Tage nach Ansetzen des Versuchs wieder.

Konzentration des Meerwassers in ‰		Anzahl der gekeimten Eier im Verhältnis zu der Gesamtmenge der in jedem Kulturgefäß befindlichen in %
6	Alle Eier tot	0
7	13% lebend, davon 28% gekeimt	3,6
8	42% lebend, davon 11% gekeimt	4,6
9	44% lebend, davon 13% gekeimt	5,7
10	55% lebend, davon 23% gekeimt	12,6
12	70% lebend, davon 60% gekeimt	42

Die ungekeimten, aber noch lebenden Eier verhielten sich wie diejenigen von *Fucus serratus* (Versuchsreihe IV).

Wir sehen, daß in Übereinstimmung mit den oben gewonnenen Resultaten auch aus den beiden letzten Versuchsreihen die größere Empfindlichkeit des *Fucus serratus* gegen niederen Salzgehalt folgt. Der Vergleich zeigt aber ferner, daß in Versuchsreihe IV und V die unteren Konzentrationsschwellen etwas, wenn auch nur wenig tiefer liegen und daß die Prozentzahl der Keimlinge in den entsprechenden Lösungen im allgemeinen eine höhere ist. Diese Erscheinungen sind wohl ohne Zweifel darauf zurückzuführen, daß sich die Objekte der Versuchsreihen I und II in bezug auf die Befruchtung unter ungünstigeren Bedingungen befunden haben. Die Oogonienhüllen bilden für das Zusammentreffen der Geschlechtsprodukte jedenfalls ein Hindernis und dadurch wird die Zeit, während der sich Spermatozoiden und Eier vor der Befruchtung in der ihnen wenig zuträglichen hypotonischen Lösung aufhalten müssen, verlängert. Es ist darum gut zu verstehen, daß die eingeschlossenen Eier auch dann, wenn sie befruchtet worden sind, infolge der erlittenen Schädigung doch nur zu einem geringen Prozentsatz keimen (vgl. Versuchsreihe I), und daß bei freiliegenden die relative Anzahl der keimenden größer ist, da eben hier die Chancen für die sofortige Befruchtung erhöht sind und, wie ich vorwegnehmen möchte, befruchtete Eier widerstandsfähiger gegen niedere Konzentrationen sind. Aus diesen Gründen ist auch zu begreifen, daß in Versuchsreihe IV und V die untere Konzentrationsgrenze etwas tiefer liegt.

Obwohl ich viele der Kulturen über 14 Tage beobachtet habe, habe ich bei denjenigen Eiern, die wohl mit einer Membran umgeben waren, aber nicht gekeimt hatten, ein nachträgliches Aus-

treiben des Rhizoids niemals mit Sicherheit beobachten können. Während die mit Keimschlauch versehenen sich weiter entwickelten, starben erstere gewöhnlich nach einigen Tagen ab. Daß es wirklich eine Zellulosenmembran war, welche diese Eier umgab, davon überzeugte ich mich durch Plasmolyse und durch die Chlorzinkjodreaktion. Kontrollkulturen, welche unter gleichen Bedingungen, aber ohne Zugabe von Antheridien angesetzt worden waren, bewiesen ferner, daß die mit Membran versehenen Eier befruchtet gewesen sein müssen. Es kann sich hier also nicht um Fälle handeln, wie Thuret[1]) sie beobachtet hat, der angibt, Eier gesehen zu haben, die, ohne befruchtet zu sein, sich mit einer Membran umgeben hatten. Die letztere dürfte wohl identisch sein mit der zarten, die Eier im Oogonium trennenden Scheidewand, welche Farmer und Williams[2]) auch an isolierten, unbefruchteten *Fucus*-Eiern öfter gesehen haben. Doch sind diese dünnen Hüllen mit den nach der Befruchtung auftretenden Zellulosemembranen nicht zu verwechseln[3]).

Es steht somit fest, daß die bei niederem Salzgehalt befruchteten Eier bei weitem nicht alle entwicklungsfähig sind. Wir sahen außerdem, daß beispielsweise Eier von *Fucus serratus* in Lösungen von 8 ‰ Salzgehalt schon befruchtet werden können, in der Entwickelung aber nur bis zur Bildung der Zellulosemembran fortschreiten, dagegen keine Keimschläuche bilden. Man könnte geneigt sein, hieraus zu schließen, daß die untere Konzentrationsgrenze für die Befruchtung tiefer liegt, als für die Keimung, würde aber, falls man diesen Satz verallgemeinern wollte, vergessen, daß es doch jedenfalls sehr auf die Bedingungen ankommt, unter denen die Befruchtung erfolgt ist, und daß die Keimung hiervon gewiß in hohem Grade abhängig sein muß. Sind diese normale, so werden wir eine ganz andere untere Konzentrationsschwelle für die Keimung erwarten können. Durch die folgenden Versuche wird diese Annahme bestätigt.

---

1) Thuret, Recherches sur la Fécondation des Fucacées etc. Ann. des sienc. nat. Série IV, Botanique, T. 2, 1854.

2) Farmer and Williams, Contributions to our Knowledge of the Fucaceae etc. Philos. Transact. Bot., 1898, 190, S. 630 u. 633.

3) Die obigen Bemerkungen beziehen sich nur auf Kulturen, die sich unter den erwähnten Bedingungen (Salzgehalt bis höchstens 30 ‰) befanden. Wie die Verhältnisse in höherem Salzgehalt (50 und 60 ‰) liegen, darüber kann ich bislang noch keine bestimmten Angaben machen. Es schien mir mehrfach so, als ob die unbefruchteten Eier hier befähigt wären, Zellulosemembranen zu bilden; ich habe indes diese Frage bisher nicht näher verfolgt.

Die aus den Konzeptakeln ausgetretenen Oogonien wurden in 3 proz. Meerwasser übertragen und sofort mit Antheridien vermischt. Es tritt dann sogleich eine starke Umschwärmung der Oogonien ein, die sich gewöhnlich erst öffnen, nachdem alle 8 Eier befruchtet sind. Die Befruchtung selbst, d. h. die Zeit, die vom Eindringen des Spermatozoids bis zu der Verschmelzung von Spermakern und Eikern vergeht, währt nach Strasburger und Farmer und Williams etwa 5 Minuten. Wie lange Zeit bis zum Eindringen des Spermatozoids in das umschwärmte Ei vergeht, das ist natürlich verschieden. Freiliegende Eier sah ich, auch wenn die Menge der zugegebenen Spermatozoiden noch so groß war, niemals alle zugleich umschwärmt werden, sondern gewöhnlich ist nur eine gewisse Anzahl von einer Wolke von Spermatozoiden umgeben, die umso dichter ist, je mehr Spermatozoiden vorhanden sind, während an den übrigen unbefruchteten nur relativ wenige Spermatozoiden haften. Ist eines der stark umschwärmten Eier befruchtet, so wird es, wie seit Thuret bekannt ist, von den Spermatozoiden verlassen, die sich dann um ein anderes in dichten Massen scharen[1]). Bis alle Eier befruchtet waren, dauerte es meist $^1/_4$—1 Stunde. Um dessen ganz sicher zu sein, ließ ich die Eier 2 Stunden lang mit den Spermatozoiden zusammen in 3 proz. Seewasser. Hierauf wurden sie langsam in die Konzentrationen, deren Einfluß untersucht werden sollte, übertragen. Ich verfuhr in der Weise, daß ich zunächst eine geringe Menge desjenigen verdünnten Meerwassers, in das die Eier überführt werden sollten, zugab, dann etwas abpipettierte und allmählich durch erneute, geringe Zugaben der salzärmeren Lösung die Konzentration auf den gewünschten Grad verringerte. Folgende Versuchsreihen demonstrieren die Wirkung hypotonischer Lösungen auf befruchtete Eier.

---

1) Nebenbei sei hier bemerkt, daß die Spermatozoiden neben ihrer Empfindlichkeit gegen Kontaktreize auch ganz sicher chemotaktisch reizbar sind. Man kann nämlich sehr deutlich eine phobotaktische Reaktion beobachten. Die Spermatozoiden, die zufällig in die Nähe der Eizelle gelangen, werden hier in der Diffusionszone des Reizmittels gefangen. Sobald sie sich von der Eizelle eine gewisse Strecke entfernen, prallen sie zurück und schlagen wieder die Richtung nach der Eizelle ein. Daneben sind sie vermutlich noch für Kontaktreize empfindlich, doch würde das allein nicht genügen, die starke Umschwärmung der Eizelle zu erklären. Wenn Bordet (Contributions à l'étude de l'irritabilité des spermatozoides chez les Fucacées. Bull. de l'Acad. de Bruxelles 1894, Bd. 27, S. 888) daher die Chemotaxis glaubt verneinen zu müssen und sich dabei allein darauf beruft, daß die Spermatozoiden auf einen durch Zerreiben von Eizellen in einem Tropfen Meerwasser gewonnenen Brei nicht reagieren, so ist das nicht hinreichend begründet.

6. *Fucus serratus.*

Die Tabelle gibt den Befund zwei Tage nach Ansetzen des Versuchs wieder.

Konzentration des Meerwassers in ‰		Anzahl der gekeimten Eier im Verhältnis zu der Gesamtmenge der in jedem Kulturgefäß befindlichen %
6	Alle Eier mit Plasmaexsudaten und tot . . .	0
7	Alle Eier mit Plasmaexsudaten, vereinzelte noch am Leben, keins gekeimt	0
8	Viele Eier noch am Leben, der weitaus größte Teil aber geplatzt und tot	9
9	Befund ungefähr derselbe, Zahl der lebenden und ungekeimten größer	13
10	Von den ungekeimten Eiern die größere Hälfte mit Exsudaten und tot	24
11	Verhalten wie im vorigen Versuch	38
12	Von den ungekeimten Eiern etwa die Hälfte mit Exsudaten, die Mehrzahl lebend	40
13	Verhalten wie im vorigen Versuch	75
14	Die große Mehrzahl der ungekeimten Eier am Leben und ungeplatzt. Nur wenige mit kleinen Exsudaten	79
15	Verhalten wie im vorigen Versuch	82
16	Die ungekeimten Eier fast alle lebend und ohne Exsudate	94
17	Verhalten wie im vorigen Versuch	91
18	Verhalten wie im vorigen Versuch	94
19	Verhalten wie im vorigen Versuch	95
30	Verhalten wie im vorigen Versuch	95

7. *Fucus vesiculosus.*

Die Tabelle gibt den Befund drei Tage nach Ansetzen des Versuchs wieder.

Konzentration des Meerwassers in ‰		Anzahl der gekeimten Eier im Verhältnis zu der Gesamtmenge der in jedem Kulturgefäß befindlichen in %
3	Alle Eier mit großen Plasmaexsudaten und abgestorben	0
4	6% der Eier am Leben, keins gekeimt. Alle mit Plasmaexsudaten	0
5	50% am Leben, davon 62% gekeimt	31

Fortsetzung der Tabelle von voriger Seite.

Konzentration des Meerwassers in ‰		Anzahl der gekeimten Eier im Verhältnis zu der Gesamtmenge der in jedem Kulturgefäß befindlichen in %
6	77 % am Leben, davon 88 % gekeimt	67
7	72 % lebend, davon 85 % gekeimt	61
8	78 % lebend, davon 91 % gekeimt	71
9	85 % lebend, davon 92 % gekeimt	78
10	83 % lebend, davon 95 % gekeimt	79
11	89 % lebend, davon 97 % gekeimt	86
12	Alle lebenden gekeimt	90
13	Alle lebenden gekeimt	89
14	Alle lebenden gekeimt	84
15	Alle lebenden gekeimt	89

8. *Fucus spiralis.*

Die Tabelle gibt den Befund drei Tage nach Ansetzen der Versuche wieder.

Konzentration des Meerwassers in ‰		Anzahl der gekeimten Eier im Verhältnis zu der Gesamtmenge der in jedem Kulturgefäß befindlichen in %
3	Alle Eier mit großen Exsudaten und tot . . .	0
4	42 % der Eier noch am Leben, davon 12 % gekeimt, die übrigen mit großen Exsudaten . .	5
5	56 % lebend, davon 76 % gekeimt	43
6	74 % lebend, davon 81 % gekeimt	60
7	64 % lebend, davon 89 % gekeimt	57
8	72 % lebend, davon 91 % gekeimt	66
9	82 % lebend, davon 85 % gekeimt	70
10	82 % lebend, davon 91 % gekeimt	74
11	89 % lebend, davon 97 % gekeimt	86
12	84 % lebend, davon 89 % gekeimt. In dieser Kultur befanden sich verschiedene unbefruchtete Eier	75
13, 14, 15, 16, 20	Alle Eier befruchtet und gekeimt	100

Alle diese Versuche wurden mehrfach wiederholt und ergaben im Prinzip immer dasselbe Resultat. Natürlich waren auch hier in den Prozentzahlen der gekeimten Eier Schwankungen zu beobachten, die jedoch für das allgemeine Ergebnis ohne Bedeutung sind. Die unteren Grenzwerte erwiesen sich als konstant, nur in einem Falle beobachtete ich von *Fucus serratus*-Eiern schon in einer Lösung von 7 ‰ Salzgehalt 1 % Keimlinge. Viele von den Kulturen habe ich längere Zeit überwacht, um zu sehen, ob von den Eiern, die ursprünglich nicht gekeimt hatten, aber ziemlich lange am Leben blieben, nachträglich vielleicht noch einige keimen würden. Das war nur äußerst selten der Fall, meistens starben diese Eier über kurz oder lang ab.

Als allgemeines Resultat der drei letzten Versuchsreihen können wir also feststellen, daß Eier, die in 30 %igem Seewasser befruchtet und von da (nach zwei Stunden) allmählich in niedere Konzentrationen übertragen werden, noch in Lösungen keimfähig sind, deren geringer Salzgehalt eine Befruchtung nicht mehr zuläßt. Wenn also die Eier unter normalen Bedingungen befruchtet werden, so erweisen sie sich in bezug auf die Keimfähigkeit widerstandsfähiger als solche, die direkt in Wasser von niederem Salzgehalt übertragen und dort mit Sperma vermischt werden. Demnach ist die Tatsache, daß — um ein Beispiel zu wählen — Eier von *Fucus serratus*, in Lösungen von 8 ‰ mit Spermatozoiden zusammengebracht, zum Teil befruchtet wurden, nicht aber keimten, während in 30 ‰ befruchtete und langsam nach 8 ‰ übertragene Eier zu 9 % keimten, wohl nur so zu deuten, daß erstere durch den kurzen, ihrer Befruchtung vorausgehenden Aufenthalt in dem salzarmen Wasser so geschädigt werden, daß sie nicht mehr entwickelungsfähig sind. Wir sahen ja, daß unbefruchtete Eier ganz bedeutend empfindlicher als befruchtete sind. In Wasser von 5 ‰ Salzgehalt kann sich, wie Versuchsreihe VII zeigt, schon ein ganz beträchtlicher Prozentsatz der Eier von *F. vesiculosus* entwickeln; andere, die nicht imstande sind zu keimen, bleiben wenigstens mehrere Tage lang am Leben. Unbefruchtete Eier dagegen, auch solche, die langsam von 30 ‰ in diese niedere Konzentration übertragen wurden, sterben, wie man sich durch direkte Beobachtung leicht überzeugen kann, schon nach mehreren Stunden ab. Alles dies führt zu dem Schlusse, daß die Beschaffenheit der Eizelle durch die Befruchtung eine Veränderung erleidet, die sie äußeren Bedingungen gegenüber widerstandsfähiger macht. Denn wenn auch

die Tatsache, daß die untere Grenze für die Befruchtung relativ hoch liegt (am auffallendsten ist der Unterschied beider Grenzwerte bei *Fucus spiralis*, vgl. Versuchsreihe III und VIII), zum Teil dadurch bedingt ist, daß die Spermatozoiden durch osmotisch schwache Lösungen in ihrer Bewegungs- und Lebensfähigkeit nachteilig beeinflußt werden, so ist doch durch obiges bewiesen, daß das letztere in hohem Maße auch für die Eizelle gilt. Allerdings wird man andererseits nicht vergessen dürfen, daß einmal befruchtete Eier schon durch die sie umgebende Membran einen gewissen Schutz gegen Veränderungen der Außenwelt besitzen. Es mag sein, daß der Widerstand, der hierdurch dem von innen wirkenden Überdruck entgegengesetzt wird und somit für die Trennung der einzelnen Plasmateile ein Hindernis ist, der Hauptgrund für die stärkere Widerstandsfähigkeit der befruchteten Eier ist; ob indessen allein dieser physikalische Faktor dafür verantwortlich zu machen ist, will mir namentlich im Hinblick auf die unten mitzuteilenden Wärmeversuche fraglich erscheinen. Für die biologische Bedeutung der Erscheinung, auf die ich unten zu sprechen kommen werde, ist es jedenfalls gleichgültig, ob wir das eine oder das andere annehmen.

Es mögen hier zunächst einige Bemerkungen über das Verhalten der befruchteten Eier bezw. Keimlinge in den verschiedenen Lösungen folgen. Was diejenigen Eier betrifft, die trotz der langsamen Übertragung in die verdünnten Lösungen nicht imstande sind, ihren Turgor zu regulieren und infolgedessen platzen, so habe ich in einigen Fällen beobachten können, daß sie die Wunde verschließen und keimen können. Das geschieht jedoch recht selten und nur dann, wenn die ausgeworfenen Plasmamengen nicht zu groß sind. Es ist ohne weiteres verständlich, daß der relativ große Materialverlust die Keimung stark beeinflussen muß, schon deshalb, weil dem in der Membran zurückbleibenden Teil damit eine große Menge Nährstoffe entzogen ist. Letzteres kann allerdings nicht allein maßgebend sein, denn ich habe oft beobachtet, daß Teile von Eiern, die durch Schütteln oder auf anderem Wege abgetrennt wurden, noch befruchtungs- und keimfähig waren[1]). Wahrscheinlicher kommt es mir vor, anzunehmen, daß die Dichtigkeitsänderung im

1) Ob diese Teileier nur dann keimen, wenn sie ihren Kern noch besitzen, habe ich nicht näher untersucht. Seitdem aber Winkler für *Cystosira* Merogonie nachgewiesen hat (H. Winkler, Über Merogonie und Befruchtung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901, S. 753 ff.), halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß sie auch bei *Fucus* möglich ist.

Protosplasma die Ursache der Keimungsunfähigkeit ist, denn das zurückbleibende Plasma verteilt sich nach Ausstoßen des Exsudates auf denselben Raum, den vorher die unverletzte Eizelle einnahm. Beiläufig sei bemerkt, daß diese Eizellen, wenn sie sogleich nach dem Platzen langsam in höhere Konzentration zurückübertragen wurden und sich wieder kontrahierten, sich nun innerhalb der alten mit einer neuen Membran umgaben. Nach Verlauf von 8 Tagen, als ich den Versuch leider abbrechen mußte, waren die Eier noch am Leben, hatten indessen noch nicht gekeimt. Die erlittene Störung scheint also eine sehr tiefgreifende gewesen zu sein. Trotzdem glaube ich sicher, daß man bei längerem Ausdehnen des Versuchs auch die Keimung wird erreichen können.

Es erscheint kaum nötig, zu erwähnen, daß die niedere Konzentration vor allem auch die Wachstumsintensität beeinflußt. Die letztere ist umso geringer, je schwächer die Salzlösung ist, in der sich die Keimlinge befinden; in höheren Konzentrationen findet wieder eine Abnahme statt. Das Optimum, also diejenige Konzentration, in welcher die Wachstumsbedingungen die günstigsten sind, ist kein scharf begrenztes. Zwischen 23 ‰ und 35 ‰ Salzgehalt sind, sonst gleiche Bedingungen vorausgesetzt, die Längenzunahmen der Keimschläuche in der Zeiteinheit nahezu dieselben. Die folgenden Zahlen geben die durchschnittliche Länge der Keimschläuche gekeimter Eier von *Fucus serratus* an. Die Messung erfolgte 6 Tage nach der Befruchtung.

Salzgehalt in ‰	Länge in mm
8	0,16
11	0,22
14	0,24
17	0,30
20	0,39
23	0,45
26	0,45

Diese Messungen beziehen sich auf unverzweigte Keimschläuche. Nun ist aber hervorzuheben, daß der geringe Salzgehalt neben dieser quantitativen noch eine qualitative, d. h. formative Wirkung hat. Je niedriger nämlich die Konzentration ist, umso größer ist die Neigung der Keimschläuche, sich zu verzweigen. Es ergab sich, daß in demselben Versuche 6 Tage nach der Befruchtung bei 8 ‰ Salzgehalt 88 % der Keimlinge verzweigt waren, bei 11 ‰ Salz-

gehalt 77 %, bei 14 ‰ Salzgehalt 46 %, bei 17 ‰ Salzgehalt 4 %, bei 20 ‰ Salzgehalt 3 %, bei 23 ‰ Salzgehalt 1 % und bei 26 ‰ Salzgehalt ebenfalls 1 %. Nicht nur in der Abnahme der Prozentzahl mit zunehmendem Salzgehalt spricht sich diese Wirkung aus, sondern auch in der Stärke der Verzweigung. Während bei 8 ‰ und 11 ‰ Salzgehalt die Rhizoiden ziemlich stark verzweigt sind, herrschen schon von 14 ‰ Salzgehalt ab die einfach gegabelten entschieden vor. Fig. 1 gibt hiervon eine Vorstellung [1]).

Ich komme nun auf die Frage zurück, die ich bereits am Eingange dieses Abschnittes gestreift habe. Der Befund, daß befruchtete Eier von *Fucus* noch unter Bedingungen keimen und sich entwickeln können, die eine Befruchtung ausschließen, ist in ökologischer Beziehung insofern bemerkenswert, als dadurch den Arten eine Verbreitung in Gebieten ermöglicht wird, in denen sie nicht mehr imstande sind sich auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen. Die Zweckmäßigkeit der Einrichtung, daß in diesen Gebieten die Ausbildung der Konzeptakeln unterbleibt bezw. sehr selten und spärlich stattfindet, ist damit einleuchtend [2]). Dazu kommt, daß gerade *Fucus* in reichem Maße fähig ist, sich durch Adventivsprossung zu vermehren. Ich habe öfter den Eindruck gewonnen, als ob diese Adventivsproßbildung bei sterilen Exemplaren stärker ausgeprägt ist als bei fertilen, unter normalen

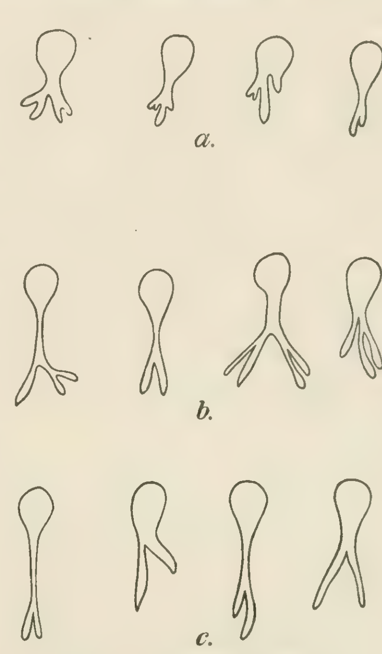


Fig. 1. *Fucus serratus*.
a. Verzweigte Keimlinge in Seewasser von 8 ‰ Salzgeh.
b. desgl. in 11 ‰ Salzgeh.
c. desgl. in 14 ‰ Salzgeh.

1) Die Zellwände wurden in die Figuren nicht eingezeichnet. In den Keimschläuchen ist deren Verlauf ein mehr oder weniger schiefer, ganz ähnlich wie in den Laubmoosrhizoiden. In der teils nach rechts, teils nach links absteigenden Richtung besteht keine regelmäßige Abwechslung.

2) Ich will damit indessen nicht behaupten, daß der Salzgehalt der einzige äußere Faktor ist, der über die Ausbildung oder Nichtausbildung der Fortpflanzungsorgane bei

Bedingungen wachsenden. Ob das allgemein der Fall ist, vermag ich nach dem mir vorliegenden Material nicht bestimmt zu behaupten.

Schon oben wurde erwähnt, daß *F. serratus* lange nicht so weit in die Ostsee vordringt als *F. vesiculosus*; das steht zweifellos mit der größeren Empfindlichkeit der ersteren Art gegen geringen Salzgehalt in Zusammenhang. Für *F. spiralis* liegen die Verhältnisse, soweit meine Beobachtungen an der norwegischen Küste reichen, komplizierter. Es findet sich im allgemeinen nicht im Innern der Fjorde, wo *F. vesicolosus* noch auftritt. Es wird sich unten (S. 667) Gelegenheit bieten, auf diesen Punkt zurückzukommen.

Ich lasse die Frage offen, wie die Fucaceen in diese extremen Gebiete gelangt sind, und erinnere nur daran, daß dies je nach den geologischen Verhältnissen auf sehr verschiedenen Wegen geschehen sein kann[1]). Daß gegenwärtig noch Einwanderungen stattfinden, ist sicher, und wenn auch nicht nachgewiesen ist, daß abgerissene Thallusstücke von *Fucus* Haftorgane treiben und sich wieder festsetzen können, so ist es doch sehr wohl möglich, daß befruchtete Eier frei oder auf irgend welchen Gegenständen festsitzend[2]) dorthin verschleppt werden und sich entwickeln.

Es war bisher nur von der horizontalen Verbreitung von *Fucus* die Rede. Inwieweit diese mit der vertikalen Anordnung der verschiedenen Arten dieser Gattung Berührungspunkte bietet, soll im folgenden kurz untersucht werden. Schon Agardh[3]) und vor allem Örsted[4]) haben darauf hingewiesen, daß die Verbreitung der

---

Fucus entscheidet. Soweit sich übersehen läßt, spielt dabei ganz gewiß der Umstand noch eine wichtige Rolle, ob die Algen festgewachsen sind oder im losgerissenen Zustande vegetieren. Daß sie im letzteren Falle sehr häufig steril sind, dafür liefert *Sargassum bacciferum* ein bekanntes Beispiel. Dasselbe gilt auch für *Fucus*, worüber Svedelius (a. a. O.), Porter (Abhängigkeit der Breitlings- und Unterwasserflora vom Wechsel des Salzgehalts, Diss. Rostock 1894) u. a. berichten. Nach Mitteilung von Herrn Professor Oltmanns kommt das sterile *Ascophyllum nodosum var. scorpioides* in einem kleinen Fjord östlich von Digermulen (Lofoten) neben der zwar schmächtigen, aber fruchtenden normalen Form vor. Letztere ist festgewachsen, erstere nicht. Das Wasser ist stagnierend und unsauber.

1) Über Entstehung und Verteilung der Algenflora an der schwedischen Westküste vgl. H. Kylin, Stud. üb. d. Algenflora d. schwed. Westküste, Upsala 1907, S. 261 ff.; vgl. ferner Reinke, Über Gäste der Ostseeflora, Ber. d. D. bot. Ges., 1892.

2) Vgl. dazu auch Abschnitt V dieser Arbeit.

3) J. Agardh, Novitae florae Sueciae ex Algarum familia, Lund 1835, ferner Lyngbye, Rariora Codana 1836, herausgeg. v. K. Rosenvinge in Videnskab. Medd. fra d. naturh. Foren., Kopenhagen 1879.

4) Örsted, De regionibus marinis. Diss. Hauniae, 1844, S. 36 ff.

Tange in den Küstengebieten der nördlichen Meere keine regellose ist, sondern daß die einzelnen Arten in ganz bestimmten, oft scharf umschriebenen Zonen angeordnet sind. In seiner bekannten Abhandlung über Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerrack ist dann Kjellman[1]) auf diesen Punkt näher eingegangen und hat die Frage in vieler Beziehung präzisiert. Er unterscheidet eine litorale, sublitorale und elitorale Region. Der ersteren, in der Nordsee innerhalb des Gezeitengebiets gelegenen, gehören die Fucaceen an, deren einzelne Arten wiederum in ganz bestimmter Weise angeordnet sind. Die oberste Region, welche auch bei Hochwasser oft nicht unter Wasser steht, wird von *Pelvetia canaliculata* eingenommen; diese Pflanze ist also vornehmlich auf das Spritzwasser angewiesen. Dann folgen nach unten *Fucus spiralis*, *Ascophyllum nodosum* und *Fucus vesiculosus*, endlich *Fucus serratus*. Jede dieser Arten bildet einen meist deutlich von dem darüber und darunter liegenden abgegrenzten Gürtel[2]). Nicht immer kommen allerdings diese Tange zusammen vor. *Pelvetia* fehlt öfter; *Ascophyllum* meidet im allgemeinen die Gebiete starker Brandung; auch *Fucus* ist an Stellen, die dem Wellenschlag sehr stark ausgesetzt sind, gewöhnlich nicht anzutreffen, ist aber in dieser Hinsicht unempfindlicher als *Ascophyllum*[3]).

Vergleichen wir nun diese vertikale Anordnung der einzelnen *Fucus*-Arten mit deren Empfindlichkeit gegen niederen Salzgehalt, so zeigt sich, daß die am tiefsten vorkommende Form, *Fucus serratus*, in bezug auf die Keimfähigkeit am empfindlichsten ist; der darüber wachsende *Fucus vesiculosus* ist weniger empfindlich; befruchtete Eier von *Fucus spiralis* können ebenfalls geringere Konzentrationen vertragen. Dieses Zusammentreffen drängt die Frage auf, ob auch in der Natur der Salzgehalt des Küstenwassers mit der Tiefe zu-

---

1) Kjellman, Über Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerrack. Bih. till Kgl. Svenska Vetensk., Akad. Handl., Bd. V, Stockholm, 1878.

2) An einer Stelle in einem in der Nähe von Bergen gelegenen Fjord fand ich einen *Ascophyllum*-Gürtel eingeschaltet zwischen einen oberen und unteren *Fucus vesiculosus*-Gürtel. Die die beiden letzteren zusammensetzenden Tange waren in ihrem Habitus deutlich unterschieden. Die unteren zeichneten sich durch breiteres Laub und größere Luftblasen aus.

3) S. hierüber B. Hansteen, Algeregioner og Algeformationer ved den norske vestkyst. Nyt Magasin for Naturvidenskaberne, Bd. 32, Kristiania 1892; P. Boye, Bidrag til Kundskaben om Algevegetationen ved Norges vestkyst, Bergens Museums, Aarbog, 1894—1895, Nr. XVI.

nimmt, eine Frage, die wir auf Grund der vorliegenden Daten bejahen müssen. Als Beispiele mögen einige Beobachtungen bezw. Bestimmungen Nordgaards[1]) angeführt werden. Er fand im Byfjord bei Bergen, wo *Fucus* reichlich vorkommt, Ende August an der Oberfläche 14,15 ‰ Salzgehalt, in 5 m Tiefe 28,95 ‰, in 10 m 29,80 ‰, in 30 m 33,06 ‰. Im Romereimsfjord war die vertikale Salzverteilung im September die folgende: Oberfläche 10,6 ‰, 1 m Tiefe 23,9 ‰, 3 m 29,84 ‰, 5 m 30,65 ‰, 20 m 34,21 ‰. Auch hier ist eine üppige, stark fruktifizierende *Fucus*-Vegetation zu finden. Diese Differenzen sind allerdings nicht überall so große, in sehr vielen Fällen hat das Oberflächenwasser an der Küste des Nordmeers, soweit ich übersehen kann, einen Salzgehalt von über 20 ‰. Es gibt aber anderseits auch Gegenden, wo das Oberflächenwasser noch weniger als 10 ‰ Salz enthält und wo die Zunahme des Salzgehalts nach der Tiefe sehr schnell erfolgt. Da das meist Meeresabschnitte sind, die abgeschlossen und vom offenen Ozean ziemlich weit entfernt sind, in denen sich also Ebbe und Flut weniger geltend macht, so spielt hier der Faktor der Salzkonzentration ganz entschieden für die vertikale Verteilung der *Fucus*-Arten eine wichtige Rolle.

Doch auch in den anderen Fällen wird man ihm nicht jede Bedeutung absprechen können. Die untere Konzentrationsschwelle für die Keimung liegt zwar bei *Fucus serratus*, der empfindlichsten der drei Arten, bei 8 ‰ Salzgehalt, dabei ist aber nicht zu vergessen, daß in dieser Konzentration nur eine sehr geringe Menge der Eier zu keimen imstande ist. Weitaus der größte Teil geht zugrunde. Erst bei 16 ‰ Salzgehalt gelingt es, nahezu alle zum keimen zu bringen[2]); für *Fucus vesiculosus* und *Fucus spiralis* liegen diese noch um einige p. m. tiefer, wie die Versuchsreihen VII und VIII zeigen. Nun ist ferner zu bedenken, daß die Bedingungen des Experiments mit denen in der Natur nicht ganz übereinstimmen, denn hier wird das Verhältnis zwischen der Menge

1) O. Nordgaard, Studier over naturforholdene i vestlandske fjorde. I. Hydrografi, Bergens Museums Aarbog, 1903, Nr. VIII.

2) Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß *Fucus serratus* in Gebieten, deren Salzgehalt niedriger als 16 ‰ ist, nicht auftritt. Schon oben (S. 639) wurde darauf hingewiesen, daß in der Ostsee Gotland die äußerste Grenze seines Vorkommens bildet, wo das Meerwasser nur 7 ‰ Salzgehalt hat. Bei Warnemünde fruktifiziert der Tang in Wasser, das selten über 15 ‰ Salzgehalt, oft viel weniger hat (nach persönlicher Mitteilung von Herrn Prof. Oltmanns).

der Eier und der Spermatozoiden niemals ein so günstiges, mithin werden auch die Chancen für die Befruchtung geringere, und die Prozentzahl der Keimlinge muß eine kleinere sein [1]).

Allein auch das kann nicht hinreichen, die Auffassung zu begründen, daß die vertikale Verteilung der einzelnen *Fucus*-Arten in abgegrenzte Gürtelzonen eine ausschließliche Folge des nach der Tiefe zunehmenden Salzgehaltes ist. Wohl aber wird man nicht bestreiten können, daß dieser Faktor in einigen Fällen eine bedeutende Rolle spielt, in den anderen als begünstigendes Moment in Betracht zu ziehen ist. Das letztere wird verständlich, wenn wir bedenken, daß die Algenverteilung im Meere von sehr vielen Faktoren, äußeren und inneren, der spezifischen Konstitution der Art entspringenden abhängig ist, und daß zweifellos in den meisten Fällen nicht ein Faktor allein, sondern eine Kombinationswirkung mehrerer für die Verteilung den Ausschlag gibt.

Ganz sicher spielt bei der erwähnten Erscheinung auch das Licht eine hervorragende Rolle. Das wird uns klar, wenn wir die Fucaceen an verschiedenen Stellen ihres Vorkommens beobachten. Unter sonst annähernd gleichen Bedingungen zeigt sich da nämlich, daß der Thallus umso breiter wird, je schwächer die Beleuchtung ist; wir finden also die von Stahl beschriebene gestaltende Wirkung des Lichtes, die sich bei den Landpflanzen in der Bildung von Licht- und Schattenblättern äußert, auch im Meere. Für das hier zu besprechende ist es nun bemerkenswert, daß *Fucus serratus* entschieden anpassungsfähiger an geringe Lichtintensitäten ist als *Fucus vesiculosus* oder gar die noch höher vorkommenden Fucaceen, die ich niemals in größerer Tiefe angetroffen habe. In den meisten Fällen können wir schon, wenn wir Exemplare von *Fucus serratus* von der obersten, *Fucus vesiculosus* benachbarten Grenze mit solchen von der untersten, an der *Laminaria*-Region gelegenen Grenze vergleichen, erhebliche Unterschiede in der Breite des Thallus konstatieren. Da, wo diese Art in besonders großen Tiefen anzutreffen ist, ist sie gewöhnlich besonders stark entwickelt. Hier habe ich 4 cm und noch breitere Thalli gefunden, während die gewöhn-

1) Aus alledem erhellt auch, wie zweckmäßig die Einrichtung der größeren Widerstandsfähigkeit befruchteter Eier ist. Geschlechtsprodukte werden in großer Menge produziert. Nur wenigen ist es aber vergönnt, ihr Ziel, die Befruchtung, zu erreichen. Die befruchteten Eier stellen somit ein besonders kostbares Material dar, an dessen Erhaltung der Natur, um bildlich zu reden, sehr viel gelegen sein muß.

liche Breite kaum 2 cm erreicht[1]). Auch bei *Fucus vesiculosus* macht sich eine Verbreiterung des Thallus an Standorten, die während des ganzen oder eines großen Teils des Jahres schwach beleuchtet sind, geltend, doch ist diese Erscheinung nicht so ausgeprägt, wie bei *Fucus serratus*, obwohl auch jene Art oft in ganz erheblichen Tiefen zu finden ist. Schon der Besitz der Luftblasen läßt ja vermuten, daß *Fucus vesiculosus* in intensiver Beleuchtung bessere Bedingungen findet.

Trotz alledem wäre es gewiß ebenfalls höchst einseitig und verkehrt, das Licht als einen Faktor anzusehen, der allein die vertikale Verteilung der *Fucus*-Arten zu bewirken imstande ist. Dies eingehender zu begründen, erscheint mir überflüssig, ich beschränke mich auf die Erwähnung der Tatsache, daß im norwegischen Polarmeer, im weißen Meer, an der Murmanküste und an der Westküste Grönlands Fucaceen in großer Menge auftreten, und das sind Gebiete, in denen während des größten Teils des Winters völlige Finsternis herrscht. Auch die Keimung der Fucaceen kann bekanntlich im Dunkeln stattfinden, und die Keimlinge vermögen sich hier ziemlich weit zu entwickeln; wenigstens habe ich sie unter diesen Bedingungen mehrere Wochen lang ungestört wachsen sehen.

Demnach kann kein Zweifel darüber sein, daß für die Zonenbildung der einzelnen Fucaceenarten mehrere Faktoren verantwortlich zu machen sind. Wir haben nun weiter zu fragen, in welcher Weise deren Wirkung zu denken ist. In allen Einzelheiten ließe sich hierauf die Antwort selbstverständlich nur dann geben, wenn wir über Serien von Kulturen verfügten, in denen jeder einzelne Faktor bei Konstanz der übrigen Bedingungen in seiner Wirksamkeit geprüft wäre, und ferner das Resultat bekannt wäre, das sich bei bestimmten Kombinationen dieser Faktoren ergibt. Obwohl wir nun davon noch weit entfernt sind, so läßt sich doch meines Erachtens schon jetzt soviel mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß die Wirkung der verschiedenen äußeren Faktoren vielfach keine direkte ist, sondern daß indirekte Momente dabei eine große Rolle spielen. Ich denke dabei vor allem an das Nägelische Prinzip

---

1) Ähnliche Angaben bei Kjellman. Vgl. dessen Handbog i Skandinaviens Hafsalgflora, Stockholm, 1890, S. 6, wo die sublitorale „forma grandifrons" von *Fucus serratus* angeführt wird.

des Wettbewerbs um den zu besiedelnden Raum[1]). Wie das bekannte Beispiel der beiden Achilleen (*Achillea atrata* und *moschata*) zeigt, schließen sich beide Arten aus, wenn in ihrem Verbreitungsgebiet Kalkboden und kalkarmer Schieferboden vorkommt. Die erstere wird dann von dem Schieferboden nach dem Kalk verdrängt und vertreibt *Achillea moschata* ihrerseits wieder nach dem kalkarmen Boden. Das bemerkenswerte dabei ist, daß diese Arten nur bodenstet sind, wenn sie zusammen vorkommen. Ist die Konkurrenz ausgeschlossen, so kann jede Art beide Böden bewohnen. Wir sehen also: keiner der beiden Böden schließt Bedingungen in sich, welche der einen oder anderen Art das Fortkommen unmöglich machen, vielmehr gedeihen sie, wenn sie allein vorkommen, auf Schiefer- und Kalkboden anscheinend gleich gut. Erst der Wettbewerb läßt erkennen, daß die Bedingungen doch nicht für beide Arten gleich günstige sind, denn sonst wäre die gegenseitige Verdrängung nicht möglich. Daraus folgt, daß eine an sich, d. h. äußerlich kaum fühlbare ungünstige Einwirkung einer äußeren Kraft durch den Hinzutritt des Faktors Wettbewerb derartig gesteigert werden kann, daß sie für das Gedeihen der Art an einem bestimmten Standort zu einer ausschlaggebenden Existenzbedingung wird.

Übertragen wir diese Beobachtungsweise auf den hier besprochenen Fall, so werden wir kaum fehlgehen, wenn wir in dem Salzgehalt des Meerwassers und in der Lichtintensität solche Faktoren erblicken, deren an sich gewöhnlich nur geringe Wirkung durch die vorhandene Konkurrenz ganz bedeutend erhöht wird. Je besser die Art höhere Lichtintensitäten und geringen Salzgehalt zu ertragen vermag, umso kräftiger wird sie in den obersten Küstenregionen gedeihen, umso mehr wird sie anderen Arten gegenüber dort im Vorteile sein, die vermöge ihrer innern Konstitution diesen äußeren Bedingungen nicht so gut Widerstand leisten können. Umso besser wird diese Art, da sie üppiger wächst und stärker ist, vorübergehend eintretende ungünstige Verhältnisse ertragen können, die andere, weniger gut angepaßte oder weniger gut anpassungsfähige Arten vernichten. Alles dies wird das Überwuchern der anderen Arten durch die eine zur Folge haben. In den meisten, mit Fucaceen bewachsenen Küstengebieten der Nordsee wird sich dieser Kampf stetig und mit großer Heftigkeit abspielen. Nehmen wir

1) C. v. Nägeli, Über die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes. Sitzungsber. d. Münchener Akad., 1865, botan. Mitteil., Vol. II, S. 367 ff.

die verbreitetsten Arten, *Fucus vesiculosus* und *serratus* als Beispiel, so können wir uns vorstellen, daß diejenigen befruchteten Eier von *Fucus vesiculosus*, welche in das Gebiet des *Fucus serratus* gelangen, sich dort festsetzen und keimen, noch ehe sie eine hohe Entwicklung erreichen, von der stärkeren Art unterdrückt werden. Es ist möglich, daß hier das sogenannte „kritische Entwicklungsstadium“, das zu überwinden in Laboratoriumskulturen bisher noch nicht gelungen ist, eine große Bedeutung hat. Das gleiche gilt für Eier von *Fucus serratus*, die sich in der *Fucus vesiculosus*-Region angesiedelt haben. Ich glaube jedoch nicht, daß sich diese Verdrängung nach beiden Richtungen (nach oben und unten) in gleicher Stärke abspielt. Wir dürfen nicht vergessen, daß die Eier aller *Fucus*-Arten spezifisch schwerer als das Seewasser sind und also untersinken. Die Verdrängung der obern Arten durch die untern wird also wohl im allgemeinen bedeutender sein als die der untern durch die der obern, wenigstens dann, wenn nicht starke Wasserbewegung die Wirkung des hohen spezifischen Gewichts der Eier illusorisch macht.

Übrigens spielt die gegenseitige Verdrängung der einzelnen Arten auch in andern Meeresgebieten eine wichtige Rolle. Das geht unzweifelhaft aus den Darlegungen Bertholds über die Verteilung der Algen im Golfe von Neapel[1]) hervor. Ein besonders auffallendes Beispiel hierfür ist das Auftreten von *Ulva lactuca* an verschiedenen Standorten. „*Ulva lactuca* ist gemein im verunreinigten Wasser in der Nähe der Stadt noch in der Tiefe von mehreren Metern in ganz ruhigen Lagen. Die Alge findet sich ferner auch über dem Ebbeniveau, wenn auch in kleinen, verkümmerten Exemplaren rasenförmig an Standorten in ruhigen Lagen und solchen mit ziemlich starker Wasserbewegung. In den dazwischen liegenden Regionen am Ebbeniveau und dicht unterhalb desselben fehlt sie jedoch in der Regel vollständig, jedoch nicht, weil ihr die betreffenden Standorte nicht zusagten, sondern weil sie hier von massenhaft entwickelten anderen Arten, unter denen besonders *Gelidium corneum* und *Corallina mediterranea* zu nennen sind, unterdrückt wird. Sobald die letztern weiter abwärts wieder seltener werden, findet sich *Ulva* zahlreich wieder ein. Daß sie in in der Tat nur wegen der anderweitigen Okkupation der Standorte

1) G. Berthold, Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichnis der daselbst beobachteten Arten. Mitteil. der Zool. Station Neapel III, 1881, S. 393 ff.

scheinbar ein unterbrochenes Verbreitungsgebiet besitzt, ergibt sich daraus, daß vereinzelt gut ausgebildete Exemplare auf und zwischen den Rasen von *Gelidium* und *Corallina* gefunden werden und wird besonders auch dadurch bewiesen, daß *Ulva* den Raum von ihrer obern Grenze über dem Niveau bis zu größeren Tiefen hinab ganz allein dort einnimmt, wo wegen stärkerer Verunreinigung des Wassers *Corallina*, *Gelidium* und die übrigen gewöhnlich mit konkurrierenden Formen nicht mehr gedeihen"[1]).

Ich bin bisher auf einen Punkt nicht näher eingegangen, der noch eine kurze Besprechung erfordert, nämlich die Ebbe und Flut und das hierdurch bedingte zeitweise Freiliegen der Litoralflora. Auch dieser Wechsel ist für das Gedeihen der dort wachsenden Tange keineswegs eine notwendige Lebensbedingung, was schon aus dem Vorkommen der Tange in der Ostsee, wo es keine Gezeiten gibt, und daraus folgt, daß man *Fucus* im Laboratorium lange Zeit in untergetauchtem Zustande kultivieren kann, ohne daß er irgend welche Schädigung erleidet[2]). Nichtsdestoweniger scheint mir dieser Faktor doch in mehrfacher Beziehung bemerkenswert zu sein.

Je höher eine Art vorkommt, umso kürzer wird die Zeit sein, während deren sie sich unter Wasser befindet. Ich erwähnte schon, daß *Pelvetia canaliculata* oft noch oberhalb der Flutgrenze auftritt oder so hoch vorkommt, daß sie während der Flut nur wenige Zentimeter unter der Oberfläche des Wassers ist[3]). Sie liegt also während der längsten Zeit frei und ist dann ganz auf das Spritzwasser angewiesen, kann infolgedessen auch nur nach Stellen vordringen, wo noch Brandung ist, während sie in ganz ruhigen Meeresgebieten fehlt. Sie ist jedenfalls am besten an das Freiliegen angepaßt und es ist möglich, daß das ständige Untergetauchtsein ihre Existenz gefährdet. Es ist mir wenigstens nicht bekannt, daß diese Art in größerer Tiefe beobachtet worden wäre[4]). Vielleicht spielt also hier die Konkurrenz eine nur untergeordnete Rolle.

---

1) Berthold, a. a. O., S. 448. Vgl. hierzu auch Oltmanns, Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen, Biblioth. botanica, 1889, S. 23.

2) Obiges gilt allerdings in erster Linie nur für *Fucus serratus* und *vesiculosus*. *Pelvetia* und *Fucus spiralis* mögen dauerndes Untergetauchtsein schlechter vertragen. Meines Wissens liegen hierfür keine planmäßigen Untersuchungen vor.

3) Siehe auch Oltmanns, Untersuch. üb. d. Fucaceen, 1889, S. 23.

4) Prof. Oltmanns fand diese Art in Felslöchern bei Svolvær, die ungefähr an der Hochwassermarke liegen. Die hier wachsenden Individuen, die sich von den normalen durch einen abgeflachten, nicht gerollten Thallus unterschieden, waren also ständig

Die oberste der bei Flut bedeckten Zonen nimmt *Fucus spiralis* ein. Diese Art, welche in derselben Zone auftritt, die z. B. an der Küste Helgolands durch *Fucus platycarpus* eingenommen wird, liegt länger frei als sie untergetaucht ist; für *Fucus vesiculosus* und *Ascophyllum nodosum* ist die Zeit des Freiliegens und des Untergetauchtseins im Durchschnitt etwa die gleiche; *Fucus serratus* ist länger untergetaucht. Des letztern unterste Grenzzone liegt sogar meist nur bei besonders tiefem Ebbestand frei.

Während der langen Zeit ihres Freiliegens sind nun die Fucaceen der höhern Regionen den jeweiligen atmosphärischen Bedingungen unterworfen, unter denen die Niederschläge eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen[1]). Für die ausgetretenen Oogonien und Antheridien entsteht dadurch eine große Gefahr, der sie einerseits, wie wir sahen, dadurch begegnen, daß sie ziemlich schwache Konzentrationen ertragen können, andererseits dadurch, daß sie durch die sie umgebenden Oogonien- resp. Antheridienhüllen und den aus den Konzeptakeln austretenden Schleim gegen zu schnelle Konzentrationsschwankungen geschützt sind. Diese Schleimsubstanzen sind ja, worauf Goebel[2]) hingewiesen hat, gegen das Eindringen von Wasser ein guter Schutz. Durch einige mit Agargallerte angestellte Versuche (es kamen 0,8—0,9 cm dicke, aus dieser Gallerte gegossene Hohlzylinder zur Verwendung) konnte er ferner zeigen, daß Kochsalzlösungen, um sie zu durchdringen, mindestens einige Stunden brauchen, was für den uns hier interessierenden Fall sehr von Bedeutung ist. Die Versuche Goebels wurden später von Schilling[3]) in größerem Umfange wiederholt und bestätigt. Besonders interessant ist, daß diejenige Form, die eines derartigen Schutzes am meisten bedarf, ihn auch am ausgeprägtesten besitzt. Die Eier von *Pelvetia canaliculata* treten nämlich nicht aus den stark quellenden Oogonienhüllen aus. Um sie zu befruchten müssen sich die Spermatozoiden erst durch dieselben bohren. Da diese Art dem Wechsel der äußeren Bedingungen in ganz besonderem Maße

---

untergetaucht. Einen halben Meter höher kamen normale Exemplare vor, die dem freien Felsen angeheftet waren und somit periodisch trocken lagen. Bemerkenswert ist, daß die letzteren fruchteten, während erstere steril waren.

1) Ich erinnere daran, daß die Westküsten Norwegens und Schottlands in Europa die höchste Regenhöhe aufweisen.

2) K. Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, II, S. 232 ff.

3) A. J. Schilling, Anat.-biolog. Untersuch. üb. d. Schleimbildung bei Wasserpflanzen. Flora, Bd. 78, 1894, S. 355 ff.

ausgesetzt ist, so ist diese Vorrichtung, die wohl das Eindringen von Süßwasser nicht absolut hindert, aber ganz bedeutend verlangsamt, sicher von großer Bedeutung[1]). Dazu kommt noch, daß der aus den Konzeptakeln austretende Schleim salzhaltig ist und schon dadurch die schädliche Wirkung von eventuell zufließendem Süßwasser erheblich abgeschwächt werden kann[2]).

Nun ist aber noch eine Tatsache zu berühren, die anscheinend in Widerspruch mit dem bisher gesagten steht. Wir sahen, daß unbefruchtete Eier von *Fucus spiralis* empfindlicher gegen niedere Konzentrationen sind als von *Fucus vesiculosus* und *Fucus serratus*. Das mag umso merkwürdiger erscheinen, als gerade diese Eier, wenn die Bedingungen dafür vorhanden sind, etwas schneller aus den Oogonien auszutreten pflegen als die der beiden anderen Arten. Beruhen also die obigen Erörterungen über die Bedeutung des Salzgehalts auf Richtigkeit, so ist zu vermuten, daß *Fucus spiralis* Einrichtungen besitzt, die diesen Widerspruch zu einem nur scheinbaren machen. Diese glaube ich darin zu finden, daß *Fucus spiralis* im Gegensatz zu den beiden darunter vorkommenden Arten der Gattung hermaphroditisch ist, d. h. daß er Oogonien und Antheridien in demselben Konzeptakel erzeugt und, was wichtiger ist, daß, wie ich sicher beobachtet habe, Spermatozoiden und Eier, die demselben Fruchtsproß entstammen, sich befruchten können und normale Keimlinge erzeugen. Die Bedingungen des Zusammentreffens beider Geschlechtsprodukte sind also die denkbar günstigsten und dadurch ist dieser Art die Befruchtung während der Ebbe, wo sie freiliegt, sehr oft möglich, während sie bei den diözischen Arten, sofern nicht zufällig eine weibliche und eine männliche Pflanze sehr nahe beieinander wachsen, zu dieser Zeit zum mindesten außerordentlich erschwert ist. Von ersterem kann man sich leicht überzeugen, wenn man fruchtende Pflanzen von *Fucus spiralis* auf eine Glasplatte legt und, um allzu starke Verdunstung zu ver-

1) Daneben kann natürlich auch die Vermutung K. Rosenvinges, der in den Hüllen einen Schutz gegen Austrocknen erblickt, zu Recht bestehen (vgl. K. Rosenvinge, a. a. O., S. 30).

2) Vgl. hierzu auch Börgesen, The Algae-Vegetation of the Færöese coasts, Kopenhagen 1905, S. 721, wo von dem Vorkommen von *Fucus spiralis* und *Fucus inflatus* an exponierten Küsten die Rede ist: „In much exposed places this formation may extend far above the highest water mark, and the algae growing here are consequently in danger of being dried up for rather a long time; this they, however, greatly avoid by means of their low, taftlike growth, and especially by their great amount of mucus, in which *Fucus inflatus* f. *disticha* is particularly rich“.

meiden, mit einer Glocke so bedeckt, daß durch einen schmalen Spalt die Luft zirkulieren kann. Dann wird man am nächsten Tage eine Menge befruchteter und gekeimter Eier finden. Unter diesen Bedingungen treten bekanntlich die Geschlechtsprodukte aus den Konzeptakeln aus. An den Stellen nun, an welchen die Konzeptakelsprosse der feuchten Glasplatte (in der Natur dem Felsen) oder dem nassen, schleimigen Thallus einer darunterliegenden Pflanze aufliegen, breiten sich die austretenden Oogonien und Antheridien in der schleimig-wässerigen Flüssigkeit aus, Eier und Spermatozoiden werden schnell entleert und die Befruchtung findet statt. Sind die Eier einmal befruchtet und mit Membran umgeben, so sind sie, wie wir sahen, gegen etwaige Wechsel im Salzgehalt gut geschützt und vermögen sich weiter zu behelfen. Ehe es aber so weit kommt, ist es für die Pflanze von größter Wichtigkeit, daß die Geschlechtsprodukte möglichst schnell zusammenkommen, und diesem Zwecke dient eben in erster Linie der Hermaphroditismus. Übrigens ist es, soweit wir die biologischen Verhältnisse anderer Pflanzen kennen, nicht zu verwundern, daß die befruchteten Eier widerstandsfähiger gegen äußere Einflüsse sind als unbefruchtete, denn die Geschlechtsprodukte werden überall in der Natur in überreicher Menge produziert, nur ein geringer Teil von ihnen erreicht aber seine Bestimmung. Für erstere sind Schutzvorrichtungen demnach nicht in so hohem Maße notwendig, wenn sie natürlich auch nicht ganz fehlen dürfen. Sind aber die Eizellen einmal befruchtet, so stellen sie ein viel wertvolleres Material dar, und so finden wir in allen Gruppen des Pflanzenreichs eine Fülle der mannigfaltigsten Einrichtungen, die deren Erhaltung zum Ziel haben (s. auch oben S. 661).

Was nun im besonderen das Vordringen von *Fucus spiralis* betrifft, so scheint er in Gebiete, in welchen die Wasserstandsdifferenz bei Ebbe und Flut nur gering und der Salzgehalt schwach ist (zwei Umstände, die bekanntlich im Innern der norwegischen Fjorde zusammentreffen), nicht vorzudringen. Jedenfalls reicht das Verbreitungsgebiet von *Fucus vesiculosus* nach dem, was ich beobachtet habe, weiter. Wir verstehen nach dem obigen, daß ein dauerndes Benetztsein mit Wasser von niederer Konzentration dem Tang nicht förderlich sein kann, während vorübergehendes Untergetauchtsein in schwach salzhaltigem Seewasser nicht so schädlich ist, da dem wenigstens die befruchteten Eier widerstehen. Es scheint eben, daß *Fucus spiralis* in besonderer Weise den Be-

dingungen des Freiliegens angepaßt ist, und vielleicht ist der Hermaphroditismus ein hinreichender Grund dafür, daß er von *Fucus serratus* und *vesiculosus* nach der höheren Region verdrängt wird.

Diese Erwägungen legen es nahe, zu fragen, ob auch andere Fucaceen, die gleichfalls gezwungen sind, lange frei zu liegen, ähnliche Schutzvorrichtungen haben, vor allem, ob sie auch zwittrig sind. Unsere Aufmerksamkeit wird hier zuerst auf *Pelvetia canaliculata* gelenkt, die ja überhaupt nicht oder nur kurze Zeit untergetaucht ist (s. oben S. 665), und es zeigt sich, daß auch diese Art hermaphrodit ist. Sie besitzt außerdem, wie schon erwähnt wurde, darin, daß die Eier nicht aus den Oogonien austreten, einen besonderen Schutz, der anderen Fucaceeneiern nicht oder wenigstens nicht in dem Grade zukommt. Leider war es mir nicht möglich, das Verhalten dieser Eier gegenüber verschiedenen Konzentrationen zu prüfen, da mir kein geschlechtsreifes Material zur Verfügung stand [1]).

Über die anderen Fucaceen ist folgendes zu erwähnen. Der hermaphrodite *Fucus platycarpus* Thur. kommt bekanntlich ebenfalls in der obersten Litoralzone, über *Fucus vesiculosus* und *Ascophyllum nodosum* vor. In etwa gleicher Höhe wie die beiden letztgenannten Arten wächst *Himanthalia lorea* [2]). Sie tritt meist gesellig auf und bevorzugt stark bewegtes Wasser, beides Umstände, die bei dieser diözischen Art das Zusammentreffen der Geschlechtsprodukte begünstigen. Über die im nördlichen Norwegen vorkommenden Arten und deren Standort macht Kjellman in seinem Handbuch der Meeresalgenflora Skandinaviens [3]) einige Angaben. Ihm zufolge kommen dort in der Litoralregion außer den schon genannten folgende Arten vor, die sämtlich hermaphroditisch sind: *Fucus Areschougii* Kjellm. (eine Art, der *Fucus spiralis* sehr nahe steht und von der letzterer vielleicht nur eine besondere Form ist), *Fucus inflatus* M. Vahl., *Fucus filiformis* Gmel., *Fucus Fueci* De la Pyl., *Fucus distichus* L. Im einzelnen wird angegeben, daß *F. Areschougii* den oberen und obersten Teil des Litoralgebietes, *Fucus inflatus* den mittleren und oberen Teil derselben Region

---

1) Aus demselben Grunde mußte ich auch auf die Untersuchung von *Ascophyllum nodosum* verzichten.

2) Über die „Himanthaliaformation" vgl. Börgesen, The Algae-vegetation of the Færöese coasts, Kopenhagen, 1905, S. 733 ff. und die dort zitierte Literatur.

3) F. R. Kjellman, Handbog i Skandinaviens Hafsalgflora, Bd. I, Fucoideae, Stockholm, 1890.

bewohnt[1]), *Fucus distichus* im oberen Teil der gleichen Zone vorkommt. *Fucus filiformis* findet sich in kleinen Felslöchern (Klipphålor) in der Nähe der Hochwassergrenze, also auch sehr hoch, von *Fucus Fueci* wird nur erwähnt, daß er in der Litoralregion der nordöstlichen und nördlichen Küste Norwegens auftritt, und zwar nicht gesellig.

Auch dieser letztere Punkt scheint mir von Wichtigkeit zu sein. Ich glaube, er bildet einen Schlüssel für das Verständnis des Vorkommens hermaphroditischer Arten in größeren Tiefen. Soweit hier die nördlichen Meere in Betracht kommen, ist allein *Halidrys siliquosa* zu nennen, eine Art, die meist in vereinzelten Büschen auftritt und die ruhigen Standorte bevorzugt. Im Mittelmeere und in den tropischen Gewässern sind die Cystosiren, deren sämtliche Arten zwitterig sind, weit verbreitet. Auch diese treten nun im allgemeinen nicht gesellig auf und bilden isolierte Büsche. Ferner kommen sie, wie Berthold angibt, ganz ausgesprochen an ruhigen Standorten vor. Daß unter diesen Bedingungen die Diözie gefährlich wäre, leuchtet ohne weiteres ein, besonders wenn man bedenkt, daß auch die Bewegungsfähigkeit der Fucaceen-Spermatozoiden im allgemeinen eine recht kurze ist. Sehr stark bewegliches Sperma von *Fucus* ist schon nach 3—4 Stunden bewegungslos und offenbar tot. Nur ganz vereinzelte Spermatozoiden sah ich nach dieser Zeit noch langsam schwimmen oder herumpendeln. Bordet[2]) fand sie bereits nach 2—3 Stunden ruhig. Wir können somit verstehen, daß die Spermatozoiden dann, wenn sie einen weiten Weg bis zur Eizelle zurückzulegen haben, für das Zusammentreffen mit dem Ei und die Befruchtung desselben nur wenig Chancen haben. Auch für die Litoralformen ist dieser Umstand sicher von Bedeutung. Wir sahen, daß ein großer Teil der Spermatozoiden während des Freiliegens aus den ausgetretenen Antheridien frei wird. Wäre diesen die Möglichkeit baldiger Vereinigung mit der Eizelle abgeschnitten und müßten sie warten, bis wieder Flut eintritt, so würde gewiß ein außerordentlich großer Teil absterben.

1) Näheres über das Vorkommen und die Verteilung dieser *Fucus spiralis* vermutlich sehr nahe stehenden und oft mit ihr gemeinsam auftretenden Art ist bei Börgesen (a. a. O., S. 694 ff. und 720 ff.) zu finden. Sie scheint gegen starke Brandung ziemlich unempfindlich zu sein und sich vielfach an sehr steilen Felsküsten zu finden, wo sie tiefer als *Fucus spiralis* hinabsteigen kann (a. a. O., S. 747). An solchen Standorten fällt die Konkurrenz mit *Fucus vesiculosus* und *Ascophyllum* meist weg.

2) Bordet, a. a. O., S. 889.

Bei *Fucus vesiculosus* und *serratus* ist diese Gefahr nicht so groß, da diese kürzere Zeit freiliegen als die darüber wachsenden Arten. — Auch die noch geschlossenen, aus den Konzeptakeln ausgetretenen Antheridien, welche man an den unbedeckt liegenden Fruchtständen bei Ebbe oft beobachten kann, sind nicht sehr widerstandsfähig. Plötzlich auftretender Sonnenschein kann in kurzer Zeit die Verdunstung so steigern, daß sie absterben. Es ist hierzu keineswegs ihr völliges Eintrocknen nötig. Die unbefruchteten Eier sind viel lebensfähiger, auch nach ihrem Austritt aus den Oogonienhüllen. Ich beobachtete z. B., daß Eier, die drei Tage in 3 proz. Seewasser gelegen hatten und darauf mit Spermatozoiden vermischt wurden, noch zu 70 % normal keimten.

Wir haben nun noch den anderen Umstand, die Bevorzugung des ruhigen Wassers durch *Halidrys* und *Cystosira* kurz ins Auge zu fassen. Da ist daran zu erinnern, daß die Eier spezifisch ziemlich schwer sind und in ruhigem Wasser schnell untersinken. Deshalb wird eine möglichst baldige Befruchtung und ein Festsetzen der Eier von Nutzen sein, da sonst leicht sehr viele unter Bedingungen kommen könnten, die wegen zu geringer Lichtintensität für das Gedeihen der Tange unzuträglich sind. Auch das im Golfe von Neapel häufig vorkommende *Sargassum linifolium* bevorzugt nach Berthold die ruhigen Standorte; es ist ebenfalls hermaphrodit und tritt vielfach in einzelnen Büschen, aber auch gesellig auf.

Wie die Verhältnisse in den tropischen Meeren liegen, vermag ich nach der vorliegenden Literatur, die von ökologischen Angaben ziemlich frei ist, nicht zu übersehen. Nach Svedelius[1]) kommen auf dem von ihm näher untersuchten, biologisch sehr interessanten ceylonischen Korallenriff im Litoralgebiet in großen Mengen *Sargassum cristaefolium* und *cervicorne* vor. Sie bilden hier eine Formation, die, soweit ich urteilen kann, etwa der der Fucaceen in den nördlichen Meeren entspricht. Die Untersuchung ergab, daß bei diesen Arten zwar Oogonien und Antheridien an derselben Pflanze vorkommen, eine Trennung der Geschlechter ist aber insofern eingetreten, als sie sich in verschiedenen Konzeptakeln befinden[2]).

---

1) N. Svedelius, Über die Algenvegetation eines ceylonischen Korallenriffes, mit besonderer Rücksicht auf ihre Periodizität. Botaniska Studier tillægnade, F. R. Kjellman, Upsala 1906, S. 194.

2) Herrn Dr. Svedelius, der so freundlich war, mir sein Material zur Untersuchung zur Verfügung zu stellen, möchte ich auch an dieser Stelle verbindlichsten Dank sagen.

Hier liegt also ein Fall vor, der als Mittelding zwischen Hermaphroditismus und Diözie gelten kann.

Es ist sehr wohl möglich, daß weitere Beobachtungen hermaphrodite Arten auch da nachweisen werden, wo für die Diözie günstige Bedingungen sind. Für einige *Cystosira*-Arten, die im Golfe von Neapel oft in großer Menge auftreten, kann das schon jetzt gelten. Ein Widerspruch mit obiger Annahme kann das nur für den sein, der es sich zur Aufgabe macht, den teleologischen Gesichtspunkt bis ins äußerste Extrem durchzuführen. Denn daß eine Einrichtung unter bestimmten Bedingungen sich als nützlicher erweist, schließt natürlich nicht ein, daß sie unter allen anderen Bedingungen für die Existenz der Pflanze von Nachteil ist.

Die Untersuchungen über die Bedeutung der Diözie und über die Einrichtungen, welche die Vereinigung der Geschlechtsprodukte getrennter Individuen ermöglichen, haben sich bisher hauptsächlich auf höhere Pflanzen erstreckt, und ich möchte im Anschluß hieran ganz kurz auf einige Analogiefälle, die vielleicht auf die ganze Frage einiges Licht zu werfen geeignet sind, zu sprechen kommen. Die große biologische Bedeutung der Diözie bezw. Dichogamie kann auch für den keinem Zweifel unterliegen, der sich keiner der Deutungen, die diese Erscheinung bisher erfahren hat, ganz anschließen kann. Man wird aber trotzdem nicht verkennen können, daß die früher vielfach vertretene Annahme, die Selbstbestäubung spiele bei den Phanerogamen eine völlig untergeordnete Rolle, heute nicht mehr zu Recht bestehen kann. Gerade in neuerer Zeit hat sich die Zahl der Arten, bei denen Selbstbestäubung mit Erfolg eintreten kann, gemehrt.

Versuchen wir nun, einige Vergleichspunkte zwischen den Befruchtungsverhältnissen der Phanerogamen und denen der Fucaceen zu finden, so drängt sich die Frage auf, ob es auch bei ersteren innerhalb derselben Gattung Arten gibt, die sich in der erwähnten Hinsicht so verschieden verhalten. Als ein Beispiel für das Vorkommen zwitteriger und diözischer Arten sei hier zunächst der Gattung *Rumex* gedacht. Wie Schulz[1]) angibt, werden bei *Rumex conglomeratus* Murray und *Rumex maritimus* L., ebenso bei *Rumex pulcher* L. Antheren und Narben gleichzeitig entwickelt und es findet innerhalb der Blüte Bestäubung statt. Andere Arten, wie

1) A. Schulz, Beitr. z. Kenntn. d. Bestäubungseinrichtungen usw. Kassel, 1888, I, S. 95, zit. nach Knuth.

Rumex acetosa L., *Rumex acetosella* L. und *Rumex arifolius* Allioni sind dagegen in der Regel diözisch und werden von Insekten oder durch den Wind bestäubt. Interessant ist, daß zwischen beiden Extremen innerhalb der Gattung, ja sogar innerhalb der Art, Übergänge vorkommen. Viele Arten entwickeln wohl Zwitterblüten, sind aber protandrisch oder protogyn. Auch Gynomonözie und Androdiözie sind nicht selten[1]). Eines der interessantesten Beispiele dafür, inwieweit eine Art fähig ist, den Bau ihrer Blüte den äußeren Verhältnissen entsprechend zu variieren, ist *Lysimachia vulgaris*. Knuth[2]) unterscheidet drei Abarten (*Lysimachia vulgaris aprica*, *umbrosa* und *intermedia*), die sich in bezug auf Färbung und relative Länge des Griffels und der Staubgefäße unterscheiden. Die erstere kommt an sonnigen Standorten vor und ist an Insektenbesuch angepaßt; bei der zweiten, an schattigen Plätzen auftretenden, findet sich Selbstbestäubung, während die dritte an „mittleren" Standorten wächst und eine Mittelform zwischen den beiden anderen Arten darstellt. Es ist zu vermuten, daß die Biene (Macropis labiata Pz.), welche die Befruchtung besorgt, sonnige Standorte bevorzugt; die Zweckmäßigkeit der verschiedenen Formbildung wäre dann einleuchtend. — Auch bei anderen Phanerogamen gibt es bekanntlich Einrichtungen verschiedener Art, welche die Heterogamie zu verhindern suchen und auf eine möglichst vollkommene Erreichung der Autogamie hinzielen. Es möge genügen, hier an die vielen Anonaceen, die ausschließlich kleistogame Blüten erzeugen, zu erinnern, ebenso an *Myrmecodia*, deren Petala wie bei ersteren Pflanzen verwachsen sind, um Fremdbestäubung zu verhindern. Eine große Zahl ähnlicher Beispiele ließe sich anführen, die beweisen, daß da, wo die Vereinigung getrennt vorkommender Geschlechtsprodukte unmöglich und Autogamie unvermeidlich ist, die Natur auch unter Verzichtleistung auf jene Vorteile, welche die Heterogamie bietet, bei fortgesetzter Inzucht Mittel zu finden weiß, die Art in kräftigem, variationsfähigem Zustande zu erhalten.

Um Analogiefälle mit den Fucaceen zu finden, ist es indessen nicht nötig, bis zu den Phanerogamen zu gehen. Auch die Moose bieten ja Beispiele in Menge. Ich brauche nur an die Gattung *Mnium* zu erinnern, deren Arten zum Teil zwitterig, zum Teil zweihäusig sind. Erwähnen tue ich das an dieser Stelle nur deshalb,

1) Knuth, Handbuch der Blütenbiologie, Bd. II, Heft 2, 1899, S. 344 ff.

2) Knuth a. a. O., Bd. II, Heft 2, S. 302.

weil hier vielleicht die nähere Untersuchung der bei den diözischen Formen noch unbekannten Übertragung der Spermatozoiden nach den Archegonien Aufschlüsse über das biologische Verhalten dieser Arten verspricht, die zugleich für die hier besprochene Frage interessante Ergebnisse liefern könnten.

Nachdem im vorhergehenden von der Wirkung geringen Salzgehalts auf die Spermatozoiden und Eier einiger Fucaceen die Rede gewesen ist, wird nunmehr noch kurz auf den Einfluß höherer Konzentrationen einzugehen sein. Da diese in der Natur keine große Rolle spielen, so sind es weniger ökologische als physiologische Fragen, die uns in diesem Abschnitte beschäftigen werden.

Ich gewann das konzentrierte Seewasser durch Eindampfen; dabei tritt allerdings eine kleine Veränderung ein, indem sich etwas Magnesiumhydroxyd niederschlägt. Doch gelingt es, dieses durch starkes Einblasen von kohlensäurereicher Luft zum großen Teil wieder in Lösung zu bringen, so daß die hierdurch bedingte Veränderung des Wassers kaum in Betracht kommen dürfte. Ich habe außerdem Versuche mit künstlichem, dem normalen osmotisch annähernd gleichwertigem Seewasser gemacht und gefunden, daß geringe Schwankungen im Magnesiumgehalt auf die Keimung der *Fucus*-Eier gar keinen Einfluß haben. Die unten besprochenen Ergebnisse können also nur in der Erhöhung des osmotischen Druckes ihren Grund haben.

Es stellte sich heraus, daß hypertonische Seesalzlösungen die Keimung bedeutend hemmen, bezw. ganz verhindern, während die Teilung der Eier nicht in der gleichen Weise beeinflußt wird. Das geht aus folgenden Versuchen hervor:

Fucus vesiculosus.

Eier am 30. Oktober $10^1/_2$ Uhr, nachdem sie aus den Oogonienhüllen ausgetreten waren, in 3 proz. Seewasser befruchtet. Die Versuche wurden unter Lichtabschluß bei Zimmertemperatur (durchschnittlich 15° C.) angestellt.

1. Die Eier wurden eine Stunde nach der Besamung in Seewasser von 60‰ Salzgehalt übertragen. Sie zeigten sofort eine starke Schrumpfung. Das Plasma löste sich nicht von der Membran ab, sondern diese blieb mit ersterem verbunden[1]). Nach einer

1) Die Bildung der Membran erfolgt sogleich nach der Befruchtung; vgl. Farmer und Williams, Contrib. etc., S. 632.

weiteren Stunde war diese Schrumpfung schon stark zurückgegangen, drei Stunden nach der Übertragung hatten die Eier größtenteils wieder ihre normale Kugelform. Nach 50 Stunden hatte keins der Eier gekeimt, viele hatten aber eine Querwand gebildet. Nach drei Tagen hatte ebenfalls noch keins gekeimt, die Zahl derer, die die erste Querwand (Mittelwand) gebildet hatten, war aber erheblich größer.

2. Die Übertragung in Seewasser von $60\,^{0}/_{00}$ Salzgehalt erfolgte *drei* Stunden nach der Befruchtung. Es tritt sofort starke Plasmolyse (Ablösung des Plasmas von der Membran) ein, die nach drei Stunden wieder zurückgegangen ist. Die Beobachtung nach 50 Stunden ergibt, daß kein Ei gekeimt, aber die meisten die Mittelwand gebildet haben. Nach drei Tagen zeigt $1\,^{0}/_{0}$ der Eier eine schwache Hervorwölbung (Keimschlauch), die übrigen befinden sich meist im Drei- oder Vierzellenstadium, nur vereinzelte sind noch ungeteilt.

3. Die Übertragung in Seewasser von $60\,^{0}/_{00}$ Salzgehalt erfolgte *sechs* Stunden nach der Befruchtung. Wie in Versuch 2 tritt Plasmolyse ein, die sich nach etwa drei Stunden wieder ausgleicht. Nach 50 Stunden haben die meisten Eier die Mittelwand gebildet, keins hat gekeimt. Nach drei Tagen sind fast alle im Drei- oder Vierzellenstadium, es hat ebenfalls noch kein Ei gekeimt.

4. Die Übertragung der Eier in Seewasser von $60\,^{0}/_{00}$ Salzgehalt erfolgte *neun* Stunden nach der Befruchtung. Plasmolyse tritt ein und wird ausgeglichen wie in Versuch 3. Nach zwei Tagen befinden sich $39\,^{0}/_{0}$ der Eier in den ersten Keimungsstadien (schwache Hervorwölbung bis sehr kurzes Rhizoid), die übrigen sind meist durch eine Querwand geteilt. 24 Stunden später ist die Entwicklung der Keimlinge nicht viel weiter fortgeschritten, nur die Teilung; ein großer Teil befindet sich im Drei- und Vierzellen-, einige auch im Fünfzellenstadium[1]).

5. Kontrollkultur. Die Eier wurden in dem Seewasser von $30\,^{0}/_{00}$ Salzgehalt belassen. Nach 50 Stunden hatten alle gekeimt und befanden sich durchschnittlich im Fünfzellenstadium. Nach drei Tagen war die Entwicklung bedeutend weiter fortgeschritten.

Die Kulturen 1—4 wurden nun am dritten Tage langsam in

---

1) Im Hinblick auf die späteren Erörterungen möchte ich an dieser Stelle schon darauf hinweisen, daß die Keimung der Eizelle unter normalen Verhältnissen ($30\,^{0}/_{00}$ Salzgehalt, Zimmertemperatur) 16—18 Stunden nach der Befruchtung erfolgt.

Seewasser von 27 ‰ Salzgehalt übergeführt und ans Fenster gestellt. Die Teilungen schritten hier fort, nach zwei Tagen hatten die meisten kurze Keimschläuche getrieben, nach vier Tagen waren diese bei fast allen festzustellen. Besonders bemerkenswert hierbei ist, daß die Mehrzahl der Eier unter diesen Bedingungen nicht ein, sondern mehrere (2—6) Rhizoiden getrieben hatte, und daß diese mit geringen Ausnahmen an einer Seite der Keimzelle aussproßten, welche zur Richtung der Beleuchtung, der die Eier nach der Rückübertragung in Wasser niedrigeren Salzgehalts ausgesetzt waren, in keiner Beziehung stand. Ich werde auf diesen mir nicht unwichtig scheinenden Punkt im vierten Abschnitt der Arbeit bei Besprechung der Polaritätsfrage zurückkommen.

Ein Parallelversuch mit *Fucus spiralis* führte im wesentlichen zu demselben Ergebnis, so daß ich ihn hier nicht im einzelnen zu schildern brauche. Es ist beachtenswert, daß typische Plasmolyse eine Stunde nach der Befruchtung noch nicht möglich ist, obwohl doch die Membran sogleich nach stattgehabter Verschmelzung von Ei- und Spermakern gebildet wird. Es ist das wohl so zu erklären, daß die chemische und physikalische Beschaffenheit der neugebildeten Membran in den ersten Stunden nach der Befruchtung sich noch verändert, daß die ausgeschiedene dünne Zellhaut zunächst mit dem Plasma noch eng verbunden ist und sich erst allmählich weiter erhärtet und durch Ein- oder Auflagerung von Zellulose weiter verdickt und selbständiger wird.

Wir ersehen ferner aus den Versuchen, daß die Keimung um so weniger gehemmt wird, je länger die Eier sich vor der Übertragung in Meerwasser von 60 ‰ Salzgehalt unter normalen Bedingungen befunden haben. Von *Fucus serratus*, der im allgemeinen weniger empfindlich gegen höhere Konzentrationen ist, keimten in einem Versuche sogar nach neunstündigem Aufenthalt in Wasser von 30 ‰ Salzgehalt und darauf erfolgter Überführung in solches von 60 ‰ 93 % der Eier. In Wasser von 30 ‰ Salzgehalt beginnt nun der Keimschlauch bei einer Temperatur von durchschnittlich 15° C. erst nach 16—18 Stunden als schwache Hervorwölbung sichtbar zu werden. Aus den Versuchen geht also hervor, daß wir die zwischen Befruchtung und erstem Beginn der Keimung (Rhizoidbildung) liegende Zeit keineswegs als Ruhezeit aufzufassen haben, sondern daß während dieser Zeit Schritt für Schritt die Prozesse eingeleitet werden, die endlich zur Keimung führen. Schon nach neun Stunden sind diese soweit fortgeschritten, daß die durch die

hypertonische Lösung bedingte Hemmung bei einem großen Teil der Eier nicht mehr ausreicht, ihnen Halt zu bieten. Es könnte danach möglich sein, daß die höhere Konzentration namentlich die ersten, der Befruchtung folgenden Einleitungsprozesse der Keimung beeinflußt. Hierüber erlaubt jedoch das mir vorliegende Tatsachenmaterial noch keine sicheren Schlüsse zu ziehen.

Wir haben bisher allein die Wirkung von 60‰ Salz enthaltendem Meerwasser betrachtet. Es bedarf kaum einer Erwähnung, daß die Wirkung der Konzentration mit deren Höhe zunimmt, wie aus folgendem, mit *Fucus serratus* angestelltem Versuch auch hervorgeht.

Die Eier wurden am 20. Oktober 12¼ Uhr in Wasser von 30‰ Salzgehalt befruchtet. 2¾ Uhr wurden sie in die hypertonische Lösung übertragen. Das Licht war bei diesem Versuch nicht ausgeschlossen.

1. Eier in Wasser von 36‰ Salzgehalt. Nach drei Tagen haben 88% gekeimt.

2. Eier in Wasser von 40‰ Salzgehalt. Nach drei Tagen haben 78% gekeimt.

3. Eier in Wasser von 50‰ Salzgehalt. Nach drei Tagen haben 24% gekeimt. Die meisten der ungekeimten befinden sich im Drei- oder Vierzellenstadium.

4. Eier in Wasser von 60‰ Salzgehalt. Nach drei Tagen haben 3% gekeimt. Unter den ungekeimten ist die Zahl der geteilten geringer als in Versuch 3.

5. Eier in Wasser von 70‰ Salzgehalt. Nach drei Tagen hat keins gekeimt, die große Mehrzahl ist nicht bis zur Bildung der Mittelwand vorgeschritten.

Ebenso wie die Zahl der Keimlinge mit steigender Konzentration abnimmt, ist deren Entwicklung verlangsamt. Eine Beobachtung nach zehn Tagen ergab, daß von den ursprünglich ungekeimten Eiern von Versuch 1—4 einige wenige noch nachträglich Keimschläuche getrieben hatten, und zwar häufig jedes Ei mehrere, während die Rhizoiden der zuerst gekeimten Eier alle einfach und unverzweigt waren. Die meisten der ursprünglich ungekeimten Eier blieben auch ferner in diesem Zustande, viele teilten sich überhaupt nicht; die anderen hielten in ihrer Teilung gleichen Schritt mit den gekeimten.

Ich muß hervorheben, daß in den allermeisten Fällen bei normalen Bedingungen das *Fucus*-Ei zuerst einen Keimschlauch

hervorstülpt und erst nach mehreren Stunden der Kern sich zur Teilung anschickt, worauf dann die Bildung der ersten Querwand senkrecht zur Längsrichtung des Eies erfolgt. Das beweist, daß beide Vorgänge in korrelativer Beziehung stehen müssen, und könnte den Eindruck erwecken, als ob die Kernteilung nur infolge des Keimungsvorgangs eintreten kann. Die obigen Versuche beweisen, daß das nicht der Fall ist, indem sie zeigen, daß man die zeitliche Folge beider Vorgänge oder Vorgangsgruppen umkehren kann. Es ist sogar möglich, den einen zu verhindern, ohne den anderen qualitativ zu beeinflussen, und ich habe öfter während drei bis vier Wochen Eier in fortlaufender Teilung beobachtet, ohne daß sie gekeimt hatten[1]), kann daher nur die Angabe von Farmer und Williams[2]) bestätigen, die angeben, bei *Fucus* gelegentlich das gleiche gesehen zu haben. Wir müssen hieraus also schließen, daß beide Vorgänge in ihrem Auftreten bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander sind. Natürlich ist damit keineswegs gesagt, daß sie sich nicht gegenseitig beeinflussen könnten. Auf diese letzte, schon oben berührte Frage wird im IV. Abschnitte dieser Arbeit zurückzukommen sein.

Nicht alle Fucaceen verhalten sich hinsichtlich der Keimung unter normalen Bedingungen so, wie das eben für *Fucus* angegeben wurde. *Pelvetia* z. B. teilt sich vor der Rhizoidbildung. Hierüber berichtet Oltmanns, der Thurets Abbildung wiedergibt[3]): „Die Zygoten bilden große kugelrunde Zellen, welche noch in dem Schleim der Oogonienwandung eingebettet liegen; ohne daß eine Größenzunahme bemerkbar wäre, teilen sie sich nach allen Richtungen hin durch Zellwände, so daß nach acht bis zehn Tagen in den Kulturen vielzellige, vollkommen kugelige Keimlinge vorhanden sind, welche von der alten Oogonienwand noch immer umschlossen werden. Sie stimmen in diesem Zustande in allen wesentlichen Punkten mit den jungen, eben besprochenen Pflanzen von *Fucus serratus* überein. Vom achten bis zehnten Tage an sieht man sodann an einer Stelle sich einige Zellen der Rinde papillenartig vorstülpen und rasch zu Wurzeln auswachsen. Die letzteren werden

---

1) Das waren meist solche, die sich einige Zeit in konzentriertem Meerwasser befunden hatten und nachher in die niedere Konzentration zurückübertragen wurden. Der größte Teil der so behandelten Eier keimt zwar nachträglich, einige aber bilden gewöhnlich keine Rhizoiden.

2) Farmer und Williams, a. a. O., S. 640.

3) Oltmanns, Bibliotheca botanica, 1889, S. 24.

durch die schleimige Oogonienwand nicht behindert, welche nun auch allmählich zugrunde geht. Die lange Erhaltung dieses Schleimgebildes ersetzt offenbar in gewisser Weise die Wurzeln, indem es die jungen Keimlinge am Substrat festheftet, anderseits dürfte es auch, worauf Kolderup Rosenvinge aufmerksam macht, bis zum gewissen Grade die jüngsten Keimlinge vor dem Austrocknen schützen"[1]). *Cystosira* verhält sich nach Valiante[2]) und Oltmanns[3]) ähnlich wie *Pelvetia* in bezug auf die Keimung. Dasselbe gilt nach Thuret auch für *Himanthalia*.

III. Die Wirkung der Temperatur.

Über den Einfluß der Temperatur habe ich nur verhältnismäßig wenige Versuche angestellt. Sie beziehen sich ebenfalls auf die Befruchtung und Keimung. Es ist eine bekannte Laboratoriumserfahrung, daß die Algen der nördlichen Meere gegen hohe Temperaturen im allgemeinen viel empfindlicher sind als beispielsweise die landbewohnenden Phanerogamen. Für die Angehörigen der Gattung *Fucus* ist das mehrfach konstatiert worden und auch schon daraus zu entnehmen, daß sie typische Vertreter der Meere der arktischen und gemäßigten Zone sind und nach den tropischen Meeren nicht vordringen. Umgekehrt war eine ziemlich große Widerstandsfähigkeit gegen niedrige Temperaturen zu vermuten, wenigstens kommt es bei den Bewohnern der Küstenstriche sehr häufig vor, daß sie einfrieren, ohne auch dann, wenn das Auftauen ziemlich schnell erfolgt, irgendwie erheblichen Schaden zu erleiden. Wir wissen außerdem durch Kjellman, das die Tange der borealen Meere bei — 2° sehr üppig vegetieren können und Temperaturen, die — 20° übersteigen, ohne Schaden ertragen[4]).

Mit Hilfe einer Kältemischung kühlte ich ein kleines Glasgefäß, in dem sich Meerwasser mit unbefruchteten Eiern von *Fucus vesiculosus* befand, schnell auf — 12° ab und ließ es in dieser Temperatur während 20 Minuten. Die Eier schrumpften, da ihnen natürlich beim Einfrieren viel Wasser entzogen wird. Die Wiedererwärmung auf 15° geschah ziemlich schnell. Gleich darauf brachte ich Anthe-

---

1) Siehe auch oben S. 667.

2) Valiante, Le Cystoseirae del Golfo di Napoli. Fauna u. Flora d. Golfs v. Neapel, Bd. VII.

3) Oltmanns, a. a. O., S. 52.

4) Zit. nach Oltmanns, Morph. u. Biol. d. Algen, II, S. 187.

ridien in das Gefäß. Die Spermatozoiden umschwärmten die Eier lebhaft und nach einem Tage hatten alle normal gekeimt. Bringt man eben befruchtete Eier unter die gleichen Bedingungen, so ertragen sie dieselben ebenfalls ohne jeden Nachteil. Ob letztere gegen die extremen Einflüsse niederer Temperatur widerstandsfähiger sind, kann ich nicht angeben. Für höhere Temperaturen trifft das jedenfalls zu, wie aus folgenden Versuchen erhellt.

Fucus serratus.

a) Die Oogonien wurden am 10. September $10^1/_2$ Uhr in Wasser von $30\,^0/_{00}$ Salzgehalt übertragen, nach $2^1/_2$ Stunden, als alle Eier ausgetreten waren, wurde gut bewegliches Sperma zugefügt. Zimmertemperatur 15—17^0.

1. Ein Teil der befruchteten Eier wurde $1^1/_2$ Uhr in den auf 30^0 angeheizten Thermostaten gebracht und nach einer halben Stunde wieder herausgenommen. Nach einem Tage hatten alle gekeimt.

2. Dieselbe Versuchsanstellung. Die Eier wurden aber erst nach zwei Stunden in Zimmertemperatur zurückgebracht. Es keimten ebenfalls alle.

3. Dieselbe Versuchsanstellung, aber dreistündige Einwirkung der hohen Temperaturen. Nach einem Tage haben erst sehr wenige Eier schwach hervorgewölbte Keimschläuche; nach drei Tagen hat die Mehrzahl gekeimt, von den übrigen sind einige durch eine Querwand geteilt. Von diesen hat nach mehreren Tagen ein Teil nachträglich Keimschläuche getrieben.

4. Dieselbe Versuchsanordnung. Vierstündige Einwirkung der hohen Temperatur. Nach 24 Stunden sind alle noch am Leben, aber bei keinem Spuren einer Keimung zu sehen. Nach drei Tagen haben $2\,^0/_0$ gekeimt. Die übrigen sind größtenteils tot, einige durch die Mittelwand geteilt.

5. Dieselbe Versuchsanordnung. Fünfstündige Einwirkung der hohen Temperatur. Nach einem Tag sind viele Eier tot. Von den überlebenden hat nach drei Tagen noch keins gekeimt, einige besitzen eine Mittelwand.

b) Eier nicht befruchtet. Die Übertragung in 30^0 erfolgte, nachdem alle aus den Oogonienhüllen ausgetreten waren. Zimmertemperatur 15—17^0.

1. Die Einwirkung der hohen Temperatur dauerte 15 Minuten. Nach Herausnahme aus dem Thermostaten wurden die Eier auf

17° abgekühlt und befruchtet. Nach 24 Stunden hatten alle normal gekeimt.

2. Die Einwirkung der hohen Temperatur währte 30 Minuten. Nach Abkühlung auf 17° wurden Spermatozoiden in großer Menge zugegeben. Die Eier wurden stark umschwärmt und in lebhafte Rotation versetzt. Nach 24 Stunden hatten alle gekeimt.

3. Die Einwirkung der hohen Temperatur dauerte 90 Minuten. Nach der Abkühlung wurden große Mengen stark beweglicher Spermatozoiden zugegeben. Die Eier wurden sehr wenig oder gar nicht umschwärmt, obwohl sie in ihrem äußeren Aussehen keine Schädigung erkennen ließen. Nach 24 Stunden hat keins gekeimt. Die große Mehrzahl der Eier sieht jetzt stark geschädigt aus. Nach drei Tagen haben einige gekeimt, andere sich nur durch eine Querwand geteilt. Die meisten sind tot.

Wir ersehen hieraus also, daß die Befruchtungsfähigkeit der Eier sehr schnell in der Temperatur von 30° leidet, während die Keimfähigkeit bei unter normalen Bedingungen befruchteten Eiern erst durch viel längeren Aufenthalt in der gleichen Temperatur nachteilig beeinflußt wird. Demnach beweisen diese Versuche eine höhere Widerstandsfähigkeit der letzteren gegen diesen extremen Einfluß. Ich glaube nicht, daß man hier damit auskommen kann, dies einfach als physikalische Folge der Membranbildung, die der Ausdehnung des Plasmas bei höherer Temperatur vielleicht etwas entgegenwirkt, aufzufassen, sondern bin der Ansicht, daß die durch die Befruchtung bedingte physiologische Veränderung der Eizelle vor allem zur Erklärung wird herangezogen werden müssen.

Die hohe Temperatur hat ferner formative Wirkungen. In der Kultur 2 der Versuchsreihe a waren von den Rhizoiden der Keimlinge sechs Tage nach Ansetzen des Versuchs 12% verzweigt, in Kultur 3 derselben Reihe 44%. Ähnlich fielen Versuche aus, in denen befruchtete Eier von *Fucus serratus* einige Zeit einer Temperatur von 24° ausgesetzt wurden. Dauerte diese Einwirkung drei Stunden, so waren von den Keimlingen 31% verzweigt, bei $4^1/_2$ stündiger Einwirkung 63%. Umstehende Fig. 2 veranschaulicht das Aussehen dieser abnormen, sechs Tage alten Keimlinge. Bei den normalen findet man, wenn sie in Glasschalen kultiviert werden, zu dieser Zeit nur in Ausnahmefällen Keimlinge mit einfach geteilten Rhizoiden. Die übrigen erreichen gewöhnlich eine sehr erhebliche Länge, ehe sie sich verzweigen resp. ehe aus dem Gewebe der Keimpflanze neue Rhizoiden gebildet werden.

Wir sehen also, daß die Temperatur in diesen Versuchen einen ganz ähnlichen Einfluß ausübt wie hypotonische Salzlösungen. Da der Effekt je nach der Länge der Einwirkung der hohen Temperatur verschieden ausfällt, kann es sich nicht allein um eine bei der Abkühlung auftretende Übergangsreizung handeln, wenn auch nicht ausgeschlossen ist, daß eine solche mit im Spiele ist.

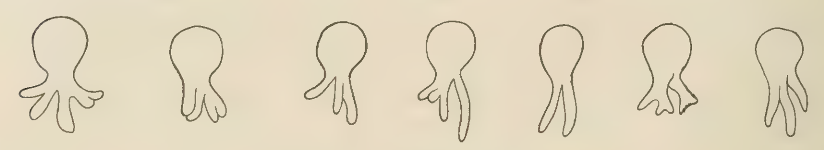


Fig. 2. Erklärung im Text.

Durch längere Einwirkung von weniger schädlichen Temperaturen läßt sich nun auch erreichen, daß die Keimung sehr stark gehemmt wird, während die Eier alle lebensfähig bleiben und sich teilen. Folgender, mit *Fucus serratus* angestellter Versuch demonstriert das. Eine Stunde nach stattgehabter Besamung wurden die Eier in den auf 25° angeheizten Thermostaten (wo sie sich im Dunkeln befanden) gebracht.

Gefäß Nr. 1 blieb dort 7½ Stunden. Die Kontrolle nach 3 Tagen ergab, daß 84% der Eier gekeimt hatten, von den übrigen 16% waren 32% geteilt (im Zwei- oder Dreizellenstadium).

Gefäß Nr. 2 blieb 9 Stunden im Thermostaten. Nach 3 Tagen hatten 58% gekeimt, von den ungekeimten waren 52% geteilt (Zwei- oder Dreizellenstadium).

Gefäß Nr. 3 blieb der Temperatur von 25° 15 Stunden ausgesetzt. Nach 3 Tagen hatten 5% gekeimt. 69% von allen Eiern waren im Zwei- oder Dreizellenstadium.

Ein längerer Aufenthalt beeinflußt also die Keimungsvorgänge stärker als die der Teilung. Kultiviert man die Eier weiter unter normalen Bedingungen, so sieht man einen großen Teil der ungekeimten, geteilten Eier nach kurzer Zeit meist mehrere Keimschläuche treiben. Von den ungeteilten gehen die meisten schon bald zugrunde.

Auch hier schien es mir so, als ob mehr Eier keimten, wenn die Versuchsobjekte bei der höheren Temperatur (25°) der einseitigen Wirkung des Lichtes ausgesetzt wurden. Wenigstens ergab ein in dieser Weise angestellter Kontrollversuch einen höheren Prozentsatz an Keimlingen. Auch dann, wenn die Eier dicht zu-

sammenlagen, war die Keimung anscheinend begünstigt. Ich werde auf diesen Punkt in den nächsten Abschnitten zurückkommen.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß ich in den bei höheren Temperaturen angesetzten Kulturen häufiger als in den unter normalen Bedingungen gehaltenen Keimlinge fand, deren erste Teilungswand nicht senkrecht, sondern in oft stark geneigtem Winkel zur Längsachse des Eies stand. Die darauffolgende Teilung findet dann auch gewöhnlich nach einem etwas anderen Schema statt, wie nebenstehende Fig. 3 das zeigt. Desgleichen beobachtete ich oft (gekeimte oder ungekeimte, d. h. nicht mit Rhizoid versehene) Eier, die sich, nach der Richtung der Wände zu urteilen, vermutlich durch simultane Dreifachteilung geteilt hatten (Fig. 4). In einem Falle zählte ich davon 6 %. Derartige Eier finden sich indessen auch in normalen Kulturen, so daß ich nicht behaupten will, daß ihr Auftreten durch die höhere Temperatur erst ermöglicht wird. Es wäre möglich, daß ihre Entstehung sich auf das Eindringen zweier Spermatozoiden zurückführt, die dann eine dreifache Spindel bilden, daß also bei *Fucus* sich ähnliche Erscheinungen finden, wie sie bei Tieren beobachtet worden sind[1]).



Fig. 3.
Erklärung im Text.



Fig. 4.
„Dreifachteilung" bei *Fucus serratus*.

Die erstere Abnormität zeigt aber offenbar, daß die Abhängigkeitsbeziehung, welche zwischen der Richtung des Keimschlauches und derjenigen der ersten Teilungswand besteht, durch hohe Temperatur gestört werden kann.

IV. Die Wirkung des Lichtes.

Was wir bisher über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung der *Fucus*-Eier wissen, ist im Grunde sehr wenig. Bekannt ist nur, daß das Vorhandensein des Lichtes für das Austreiben des Keimschlauchs nicht erforderlich ist[2]), daß aber einseitige Beleuchtung den Ort dieses Austreibens bestimmt. Die Lichtwirkung ist also keine formative im Sinne von Herbst[3]), sondern nur eine

---

1) Boveri, Verhandl. d. mediz. Gesellsch. Würzburg. N. F., Bd. 34, 1901.

2) Rosenvinge, a. a. O., S. 15.

3) C. Herbst, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. Biolog. Centralbl., Bd. 15, 1895,

direktive. Um über deren Natur einige Anhaltspunkte zu gewinnen, ist es zunächst nötig, festzustellen, zu welcher Zeit das Licht in den Prozeß der Keimung oder in die dieser vorausgehenden Vorgänge eingreift. Soweit *Cystosira barbata* in Betracht kommt, liegen einige Beobachtungen von Winkler[1]) vor. Er fand nämlich, daß der Ort, an welchem der Keimschlauch entspringt, also die Polarität des Eies, schon fest determiniert ist, wenn das Ei, von der Befruchtung an gerechnet, mindestens 4 Stunden ununterbrochen einseitig beleuchtet wird. Zu dieser Zeit ist nun äußerlich an dem Ei noch keinerlei Veränderung wahrzunehmen. Die Keimung erfolgt erst nach 16—18 Stunden. Es ist gleichgültig, ob die Eier nach 4stündiger Beleuchtung verdunkelt oder von der entgegengesetzten Seite beleuchtet werden, das Rhizoid treibt immer an der ursprünglich bestimmten Stelle aus, im letzteren Falle wird es jedoch infolge seines negativen Heliotropismus sofort seine Richtung ändern und vom Lichte wegwachsen.

Es ergab sich schon aus einigen oben mitgeteilten Beobachtungen, daß die auf die Befruchtung folgende sog. Ruheperiode wenigstens zum Teil nur eine scheinbare sein kann, und daß vermutlich schon sehr bald nach der Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern die Kette der Prozesse einsetzt, deren Endglied die äußerlich sichtbare Keimung ist. Wo sich die ersten dieser Vorgänge abspielen, ist unbekannt. Wir wissen aber, daß die Tätigkeit im Plasma schon ziemlich bald lokalisiert ist und die die Keimung einleitenden Vorgänge schon mehrere Stunden vor Eintritt der Keimung an einen ganz bestimmten, kleinen Bereich in der Eizelle gebunden sind oder wenigstens zu diesem in engster Beziehung stehen. Wenn wir nicht über das tatsächliche hinausgehen wollen, dürfen wir folgendes nicht vergessen: Wir wissen nicht, ob das Licht ursprünglich in bezug auf die Lokalisation völlig regellos verlaufenden Prozessen eine bestimmte Richtung aufprägt, oder ob jene von vornherein schon in irgend welcher Weise bestimmt gerichtet sind und ihre

---

S. 722 ff. Die Definition von Herbst ist die folgende: „Alle Auslösungsursachen, welche in qualitativer Hinsicht bestimmt charakterisierte Gestaltungsprozesse einleiten, sollen hierbei als formative (morphogene) Reize bezeichnet werden". Wenn Herbst demnach die Lichtwirkung bei der Induktion der Polarität der *Equisetum*-Sporen unter Photomorphosen aufführt, so scheint er mir seiner eigenen Definition zu widersprechen, denn der gestaltende Reiz ist ein innerer, das Licht wirkt nur richtend.

1) H. Winkler, Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von *Cystosira barbata*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XVIII, 1900, S. 297 ff.

Richtung durch die einseitige Beleuchtung in bestimmter Weise verschoben wird. Der erstere Fall würde gleichbedeutend mit der völlig apolaren Struktur des soeben befruchteten Eies sein, der letztere würde von Anfang an eine (vielleicht schon vor der Befruchtung vorhandene) gewisse, zeitweise labile polare Struktur desselben voraussetzen, welche vielleicht bei der unter Lichtabschluß erfolgenden Keimung zum Ausdruck kommt.

Es dürfte ziemlich schwer sein, zwischen beiden Möglichkeiten eine endgültige Entscheidung zu treffen. Ich habe mich zunächst bemüht, zu entscheiden, ob es überhaupt möglich ist, unter gewissen Umständen eine labile Polarität in *Fucus*-Eiern nachzuweisen.

Zu diesem Zwecke mußte ich von den Winklerschen Untersuchungen an *Cystosira* ausgehen und prüfen, ob sich bei *Fucus* die Sache ebenso verhält. Ich arbeitete fast ausschließlich mit *Fucus vesiculosus* und *Fucus serratus*. Letzterer reagierte fast noch präziser als ersterer; wenn die Keimlinge nicht zu dicht liegen, so ist ihre Achse bei einseitiger Beleuchtung fast ausnahmslos genau in der Lichtrichtung eingestellt. Ich befinde mich daher in Übereinstimmung mit Küster[1]), der ebenfalls die Lichtempfindlichkeit der Keimlinge von dieser Art beobachtet hat und muß annehmen, daß Rosenvinges Angabe, dieselben würden vom Lichte nicht beeinflußt, auf irgend einen Mangel in der Versuchsanordnung zurückzuführen ist, denn wenn auch verschiedene äußere Bedingungen die Reizbarkeit verändern können, so glaube ich doch kaum, daß *Fucus serratus* an verschiedenen Standorten derartige Unterschiede in seinem physiologischen Verhalten aufweist. Ich vermied, mit Uhrschalen oder anderen runden Glasgefäßen zu arbeiten, da diese den Strahlengang des auffallenden Lichtes in nicht immer leicht festzustellender Weise beeinflussen, und verwandte kleine, parallelepipedische Glaskästen von 5 cm Länge, 2,5 cm Breite und ebensogroßer Tiefe.

Zur Ermittlung der Zeit, die zur Induktion der Polarität durch das Licht nötig ist, stellte ich zuerst folgenden Versuch an. Sechs mit Eiern von *Fucus vesiculosus* beschickte Schalen wurden 2 Stunden nach der Befruchtung etwa 30 cm entfernt von einer Auerlampe aufgestellt. Zwischen dieser und den Versuchsgläsern war eine Eiswasserkühlung eingeschaltet. Die Temperatur betrug 17,5°. Die Schalen wurden nacheinander 10, 11, 12, 13, 14,

1) E. Küster, Normale und abnorme Keimungen bei *Fucus*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXIV, 1906, S. 523.

15 Stunden nach der Besamung der Eier verdunkelt. Am nächsten Tage zeigte sich, daß nur in den beiden letzten sich ein Einfluß des Lichtes geltend gemacht hatte; hier wuchsen fast alle Keimschläuche in der Lichtrichtung, während sie in den anderen vier Schalen ganz beliebige Richtungen einschlugen. Die Keimung war erst 17 Stunden nach der Befruchtung zu bemerken. Wir ersehen hieraus, daß sich *Fucus* im Prinzip ebenso verhält wie *Cystosira*, daß aber die von der Befruchtung an oder kurz darauf beleuchteten Eier dem Lichte bedeutend länger ausgesetzt sein müssen, damit die Polarität induziert wird.

Bei weiteren Versuchen, die ich in dieser Richtung anstellte, diente als Lichtquelle das Tageslicht eines Nordfensters, von welchem die Kulturgefäße in einer Entfernung von 8—10 cm aufgestellt wurden. Es war nunmehr festzustellen, welche Zeit der Beleuchtung in minimo zur Polarisierung erforderlich ist. Folgender Versuch gibt darüber Aufschluß.

Am 7. November 11 Uhr abends wurden 16 Schalen mit Eiern und sehr lebhaft beweglichen Spermatozoiden beschickt und bis zum nächsten Morgen 8 Uhr dunkel gehalten. Zu dieser Zeit wurden die Gefäße 1—5 der einseitigen Beleuchtung ausgesetzt, die übrigen Gefäße wurden, wie aus nachstehender Tabelle ersichtlich ist, erst 1, 1½, 2 oder 2½ Stunden später beleuchtet.

Nr. der Kultur	Zeit der einseitigen Beleuchtung	Prozentzahl der in der Lichtrichtung gekeimten Eier
1	8—9	37
2	8—10	44
3	8—11	44
4	8—12	**83**
5	8—1	**85**
6	9—10½	37
7	9—11	33
8	9½—10½	41
9	9½—11	33
10	9½—11½	47
11	10—11	33
12	10—11½	45
13	10—12	**79**
14	10½—11½	44
15	10½—12	43
16	11½—12½	41

Kultur 4, 5 und 13 zeigen also einen ausgesprochenen Einfluß des Lichts, woraus hervorgeht,

1. daß die Polarität 13 Stunden nach der Befruchtung durch das Licht bestimmt ist;

2. daß diese Induktion nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium des Eies erfolgen kann und während desselben mindestens eine zweistündige Beleuchtung nötig ist;

3. daß es infolgedessen für den Erfolg von keiner großen Bedeutung ist, ob die Eier während der ersten 11 Stunden nach der Befruchtung beleuchtet werden oder nicht. Nur insofern würde es im letzteren Falle nicht ganz gleichgültig sein, ob die Eier von Anfang an beleuchtet oder bis 10 Uhr dunkel gehalten werden, als das Licht die Keimung der *Fucus*-Eier etwas beschleunigt. Letztere verhalten sich also auch in dieser Hinsicht den Eiern von *Cystosira barbata*, bei denen Winkler dasselbe konstatierte, gleich. Diese Beschleunigung ist nicht sehr groß; man sieht die sich hervorwölbenden Rhizoidanlagen bei beleuchteten Eiern etwa 1 Stunde früher auftreten als bei unter gleichen Bedingungen dunkel gehaltenen. Ob die Intensität des Lichtes auf diese Beschleunigung von wesentlichem Einfluß ist, habe ich ebensowenig untersucht, wie die Frage, ob dieselbe bei einseitiger und diffuser Beleuchtung gleich lang ist.

Bei den obigen Versuchen spielt dieser Punkt als Fehlerquelle keine in Betracht kommende Rolle, da sämtliche Eier während der ersten 9 Stunden nach der Befruchtung im Dunkeln gehalten worden waren. Ich habe die Induktionszeit[1]) mehrfach unter gleichen Bedingungen gemessen, sowohl für *Fucus vesiculosus* als für *Fucus serratus*, und immer Werte erhalten, die zwischen 12 und 13 Stunden liegen. Der Beginn der Keimung tritt bei beiden Arten im Dunkeln ungefähr nach 17 Stunden ein. Voraussetzung dabei ist natürlich das Fehlen großer Temperaturschwankungen. Meine Versuche wurden bei 15—17° C. angestellt. Daß die Induktionszeit im ersten Versuche (S. 686) 14 Stunden betrug, kann wohl nur an der geringeren Intensität der künstlichen Lichtquelle liegen. Zwar wäre es auch nicht ausgeschlossen, daß der Grund hiervon in der Beschaffenheit des Materials gesucht werden muß. Die Beobachtungen über die Keimungszeit der Fucaceeneier gehen

1) Aus rein praktischen Gründen und in Ermangelung eines besseren Ausdruckes möge hier unter Induktionszeit diejenige Zeit verstanden werden, die von der Befruchtung bis zur Determinierung der Polarität im Ei vergeht. Mit Präsentationszeit sei dagegen diejenige Minimalzeit bezeichnet, während welcher das Licht wirken muß, um die Polarität zu induzieren. Wie wir sahen, ist die letztere an ein bestimmtes Entwicklungsstadium des Eis gebunden und beträgt zwei Stunden.

ja recht erheblich auseinander; während Farmer und Williams[1]) hierfür durchschnittlich 20—24 Stunden angeben, dauert sie nach Strasburger oft sogar $2\frac{1}{2}$ Tage. Da ich jedoch mein Material stets von demselben Standort bezog und bei anderen Versuchen nie eine 14stündige Induktionszeit gefunden habe, so glaube ich eher annehmen zu können, daß die Ursache für obige Erscheinung nicht in der Beschaffenheit des Materials liegt.

Wenn wir nun die Prozentzahlen des letzten Versuchs etwas genauer betrachten, so ist zunächst hervorzuheben, daß man in den Fällen, in denen 33 % der Eier oder wenig mehr in einer Richtung keimten, kaum von einem Einfluß des Lichtes wird reden können, da das auch in Kulturen vorkommt, die völlig verdunkelt gehalten wurden. Sind es dagegen schon 44 % und noch mehr, so ist eine, wenn auch geringe Wirkung des Lichtes nicht zu leugnen. Wir finden diesen Wert nun in den Kulturen 2 und 3, woraus hervorgeht, daß bei einzelnen Eiern schon 11 und 12 Stunden nach der Befruchtung die Polarität induziert ist, ferner in Kultur 10, 12, 14, 15. Die Zeit, während der diese Kulturen beleuchtet wurden, liegt nun der Präsentationszeit (10—12 Uhr) sehr nahe, woraus sich der Befund einigermaßen verstehen läßt. In keinem Falle war aber bei einstündiger Beleuchtung eine Lichtwirkung nachzuweisen. Worauf es nun zurückzuführen ist, daß die Resultate nicht ganz präzise sind, dürfte kaum einem Zweifel unterliegen. Einmal kommen natürlich individuelle Schwankungen in Betracht, die niemals vermeidlich sind; andererseits der Umstand, daß auch bei sehr starker Besamung nicht alle Eier zu gleicher Zeit befruchtet werden, worauf schon im II. Abschnitt hingewiesen wurde. Wäre die letztere Fehlerquelle ganz auszuschalten, so würde gewiß die Zahl der in der Lichtrichtung keimenden Eier in den Kulturen 4, 5 und 13 größer sein, denn wenn die Eier dauernd einseitig beleuchtet werden, so keimen meist über 90 %, oft nahe an 100 % in der Lichtrichtung. Trotzdem sind die Prozentzahlen in den drei Kulturen aber hoch genug, um ihre Bedeutung klar erkennen zu lassen.

Nachdem wir also festgestellt haben, daß zur Induktion der Polarität durch das Licht eine Mindestbeleuchtung von 2 Stunden erforderlich ist, fragt es sich jetzt, in welcher Weise das Licht während dieser 2 Stunden in den Gang der Vorkeimungsprozesse eingreift.

---

1) Farmer und Williams, a. a. O., S. 635.

2) Strasburger, Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, 1897, S. 365.

Ehe ich auf die theoretischen Vorstellungen und Erwägungen, die sich mit dieser schwierigen Frage verknüpfen, zu sprechen kommen kann, muß erst eine andere erledigt werden. Sind es in der Tat nur die zwischen der 11. und 13. Stunde nach der Befruchtung sich abspielenden Vorgänge, die die Polarität endgültig festlegen, oder kann die letztere auch noch durch Wirkungen beeinflußt werden, die vor oder nach diesen 2 Stunden liegen, bei der bisherigen Versuchsanordnung nur nicht zum Ausdruck kommen konnten? Mit anderen Worten: Ist die Polarität durch die zweistündige Lichtwirkung schon vollständig stabilisiert, oder ist sie nur erst labil und stabilisiert sich später ohne Zutun des Lichtes? Zur Entscheidung hierüber diente ein in folgender Weise angestellter Versuch. 9 Kulturschalen wurden mit Eiern von *Fucus serratus*[1]) beschickt, welche 12½ Uhr nachts befruchtet worden waren. Von 8½ Uhr an wurden sie sämtlich der einseitigen Beleuchtung (Tageslicht des Nordfensters) ausgesetzt. Die Temperatur betrug während der Versuchszeit 15°. Während das Gefäß Nr. 9 unverändert an seinem Platze belassen und 16 Stunden nach der Befruchtung wieder verdunkelt wurde, wurde von den übrigen jedes zu einer anderen Zeit um 90° gedreht. Wann dies geschah, ist aus der folgenden Tabelle zu entnehmen.

Nr. des Kulturgefäßes	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Zeit der Umdrehung desselben um 90°	10^{15}	11^{15}	12^{15}	12^{45}	1^{15}	1^{45}	2^{15}	2^{45}	—

Fig. 5 veranschaulicht das Ergebnis. Der Versuch wurde mit gleichem Erfolge wiederholt. Die Abbildungen zeigen, daß die Keimungsrichtung der Keimlinge von den Kulturen 2—8 mit keiner der beiden Lichtrichtungen, in welchen die Eier beleuchtet worden waren, übereinstimmen, vielmehr zwischen diesen eine diagonale Stellung einnehmen. Je länger die Beleuchtung in der Richtung I[2]) andauert, umso kleiner ist der Winkel, den die Richtung der ausgetriebenen Rhizoiden mit Beleuchtungsrichtung I bilden, je früher umgekehrt die Beleuchtung in der Richtung II einsetzt, umso mehr nähert sich

1) Die Präsentationszeit beträgt auch für *Fucus serratus* 2 Stunden und liegt zwischen der 11. und 13. oder der 10. und 12. Stunde nach der Befruchtung. Diese Gleichheit im physiologischen Verhalten beseitigt also alle Bedenken, die man bei der Vergleichung der mit beiden Arten gewonnenen Ergebnisse geltend machen könnte.

2) Unter Richtung I ist die Beleuchtungsrichtung vor der Drehung, unter Richtung II die nach der Drehung um 90° zu verstehen.

die Keimschlauchrichtung der letzteren. Wenn in dem Fig. 6 dargestellten Rechteck die Diagonale AG die aus der Beleuchtung resultierende Richtung der Keimlinge der Kultur 6 darstellt, so ist β der Winkel, den AG mit der der Linie AB parallelen

Fig. 5. Darstellung der Keimungsrichtung der sukzedan in zwei aufeinander senkrecht stehenden Richtungen beleuchteten Keimlinge. Nr. 1—9 beziehen sich auf die mit gleichen Nummern versehenen Kulturen der obigen Tabelle (S. 689). Die Abbildungen wurden nach mit Zeichenapparat entworfenen größeren Skizzen hergestellt, aus denen die angegebenen resultierenden Winkel (β) berechnet wurden. In den Kulturen lagen die Keimlinge in größeren Abständen voneinander. Winkel β hat dieselbe Bedeutung wie in Fig. 6.

Beleuchtungsrichtung I, α derjenige, den AG mit der der Linie AC parallelen Beleuchtungsrichtung II bildet.

Der besseren Übersichtlichkeit halber ist in Fig. 7 das gleiche Resultat in einer Kurve wiedergegeben, auf deren Abszissenachse die Größe der Winkel β und auf deren Ordinatenachse die Zeit verzeichnet ist, die bis zur Drehung der Versuchsgefäße um 90° verstrichen ist, von welcher an gerechnet also die Einwirkung der Beleuchtung in Richtung II beginnt. Die Kurve zeigt deutlich den abnehmenden Einfluß der in Richtung II erfolgenden Beleuchtung. Wir lesen aus ihr ferner ab, daß diese Abnahme nicht proportional der Zeit erfolgt, denn sonst müßte die Kurve natürlich eine gerade Linie darstellen. Etwa von $1^3/_4$ Uhr an schreitet die Abnahme des Einflusses von Beleuchtung II rapide fort, bis dahin zeigt das allmähliche Ansteigen der Kurve eine relativ schwache Wirkung der Beleuchtung I an. Wir dürfen aus dem Verlauf der Kurve schließen, daß etwa von $3^1/_2$ Uhr an, also 15 Stunden nach Eintritt der Befruchtung eine Veränderung der durch Beleuchtung I induzierten Vorgänge nicht mehr möglich ist, die Polarität also stabil ist. Zu dieser Zeit hatten die Eier noch nicht gekeimt.

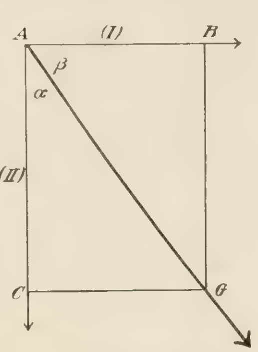


Fig. 6. Erklärung im Text.

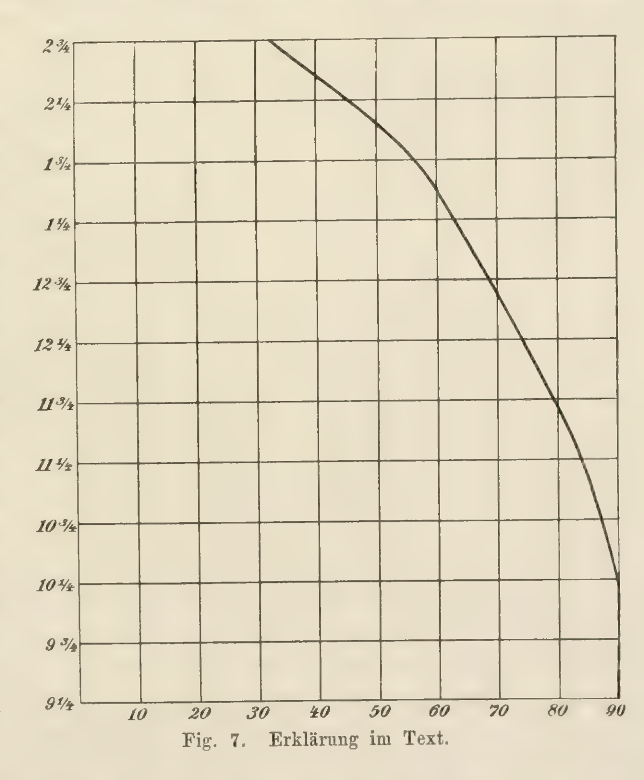


Fig. 7. Erklärung im Text.

Wir sehen also, daß die nach 13 Stunden und später eingeleitete Beleuchtung noch imstande ist, den Ort, an dem der Keimschlauch angelegt wird, zu verschieben. Der nach dem Ausfall des oben S. 686 mitgeteilten Versuchs naheliegende Schluß, daß die Beleuchtung von der 12. oder 13. Stunde nach der Befruchtung an auf die Mehrzahl der Eier wirkungslos ist, erweist sich hiernach also als unrichtig. Natürlich läßt sich bei 13stündiger Verdunkelung und darauffolgender einseitiger Beleuchtung eine Wirkung des Lichtes nicht wahrnehmen, da die Eier hier eben auch dann nach den verschiedensten Richtungen wachsen, wenn das Licht auch die Richtung, die sie bei fortdauernder Verdunkelung eingenommen hätten, etwas verschiebt.

Wurden in dem eben zitierten Versuch die Eier nach stattgehabter zweistündiger Präsentation verdunkelt, so keimten sie in der Beleuchtungsrichtung. Hieraus folgt, daß innere Bedingungen speziell die im Dunkeln sich zweifellos geltend machenden Gegenreaktionen die Keimungsrichtung dann nicht mehr beeinflussen können. Das Licht dagegen kann dies, wie wir aus dem letzten Versuch sahen, es wirkt also stärker.

Dies alles läßt sich nur dann verstehen, wenn wir annehmen, daß das Licht nicht einen oder mehrere Prozesse plötzlich in später unwandelbarer Weise gewissermaßen explosionsartig auslöst, sondern daß die Induktion der Polarität während mehrerer Stunden eine labile ist, in dem Sinne, daß die Anlage des Keimschlauchs zwar nicht mehr beliebig nach jedem anderen Orte verlegt werden, daß aber eine von der Wirkungsdauer des Lichtes abhängige Verschiebung statthaben kann. Außer von der Dauer der Beleuchtung hängt diese Erscheinung wohl ohne Zweifel noch von der Intensität des Lichtes ab, und es ist wahrscheinlich, daß man bei stärkerer Beleuchtung in Richtung II auch eine größere Verschiebung der Anlagestelle vom Keimschlauch wird erreichen können.

Die Begriffe „stabile“ und „labile“ Induktion der Polarität bedürfen noch einer näheren Bestimmung. Von ersterer wird man dann reden, wenn es nicht möglich ist, die einmal eingeleitete Reaktion zu verändern. Streng genommen darf hier nur von einer Stabilität gegenüber der Lichtwirkung die Rede sein, denn es wäre möglich, daß das, was durch die veränderte Beleuchtung nicht mehr erreichbar ist, durch irgend welche anderen, vielleicht ganz anders in die plasmatischen Vorgänge eingreifenden Einflüsse erzielt werden könnte. Besonders zu betonen ist, daß nur die Reaktion

und die ihr kurz vorhergehenden Vorgänge hier in Frage kommen. Die obigen Versuche haben bewiesen, daß die Perzeption noch längere Zeit nach Ablauf der Präsentationszeit stattfinden kann. Dieses Ergebnis war nach Analogie mit anderen Reizvorgängen vorauszusehen. Da das Plasma zu dieser Zeit an den verschiedensten Stellen noch befähigt ist, den Lichtreiz zu perzipieren, so kann, wie die mitgeteilten Versuche ergaben, die zuerst eingeleitete Reaktion noch verändert werden. Hierin besteht das „labile" der ersten Induktion. Einige Zeit vor der Keimung vermag das Licht aber die Keimungsrichtung nicht mehr zu verändern. Daraus ist indessen keineswegs zu schließen, daß nun ein anders gerichteter Lichtreiz nicht mehr perzipiert werden könnte. Es folgt nur, daß der zweite Reizvorgang nicht mehr fähig ist, den ersten zu beeinflussen, perzipiert wird der Reiz mit großer Wahrscheinlichkeit. Ob eine Wirkung sich im letzteren Falle vielleicht darin ausspricht, daß der Keimungsvorgang verzögert wird, darüber liegen mir leider keine Angaben vor[1]). Es handelt sich danach also um die Schaffung eines Zustandes im Plasma, der, zuerst leicht veränderlich, allmählich eine festere Form annimmt und aufhört, durch Lichtwirkung beeinflußbar zu sein. Wir nennen ihn polaren Bau und er manifestiert sich äußerlich durch einen bestimmt lokalisierten Wachstumsvorgang, die Sprossung des Rhizoids. Es liegt indessen kein zwingender Grund vor, anzunehmen, daß dieser Wachstumsvorgang an sich in einer direkten Beziehung zur Lichtwirkung steht. Auch die Tatsache, daß das Licht die Keimung beschleunigt, kann nicht als Beweis hierfür angesehen werden, denn es ist ebensogut möglich, daß das Licht den polaren Bau schneller und vollständiger induziert als das im Dunkeln geschieht, und daß dadurch gewissermaßen für das Wachstum der Weg besser gebahnt ist.

Wir haben nunmehr die Frage aufzuwerfen, wie sich die Eier verhalten, wenn sie intermittierend oder dauernd an zwei diametral gegenüberliegenden Punkten beleuchtet werden. Man könnte vermuten, daß dann die Keimung überhaupt ausbleibt, wie ja auch ein von zwei Seiten gleich stark beleuchteter Keimling nicht heliotropisch reagiert. Dem ist aber nicht so, sondern die *Fucus*-Eier

---

1) Es sei an dieser Stelle auch auf die Analogie hingewiesen, die die besprochene Erscheinung mit dem geotropischen Reizvorgang parallelotroper Pflanzenteile besitzt, über welchen Fittings eingehende Untersuchungen in vielen wichtigen Punkten Aufklärung gebracht haben. Vgl. Fitting, Unters. üb. d. geotrop. Reizvorg., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIL, 1905, S. 378.

keimen dann senkrecht zu beiden Lichtrichtungen. Ich habe hierüber mehrere Versuche angestellt, zumeist mit *Fucus serratus*, die beiden anderen Arten zeigen die Erscheinung aber auch. Die Versuchsanordnung war folgende: Zwischen zwei 55 cm voneinander entfernten Auerlampen wurde der Indifferenzpunkt der Lichtintensität bestimmt und hier das Versuchsgefäß aufgestellt. Dessen Längsachse mußte natürlich genau in die Verbindungslinie der beiden Lichtquellen fallen. Es war außerdem darauf zu achten, daß die befruchteten Eier nicht zu dicht gesät waren, damit sie sich nicht gegenseitig beschatteten. Die Gefäße wurden teils 2, teils 6 Stunden nach der Befruchtung der Eier[1]) dieser Beleuchtung ausgesetzt und ihrer Wirkung solange überlassen, bis die Keimung und erste Zellteilung eingetreten war. Die Seitenwände der 12 cm langen und 2,5 cm hohen parallelepipedischen Gefäße waren mit schwarzen Pappleisten beklebt, welche vorn und hinten um 2 cm über die Gefäße hinausragten. In allen Versuchen hatte die überwiegende Mehrzahl der Eier in der zur Verbindungslinie der Lichtquellen senkrechten Richtung gekeimt. Die Prozentzahlen stimmten nicht immer genau überein. Sie betrugen in den verschiedenen Versuchen [81,5, 80,3;][2]) [81,4, 80,4;] 90. Diese Keimlinge lagen nun nicht allein in der ursprünglich bestimmten physikalischen Indifferenzlinie, sondern in einer mehrere Zentimeter langen Fläche. Das mag zum Teil darauf zurückzuführen sein, daß die Unterschiedsempfindlichkeit der Keimlinge für verschiedene Lichtintensitäten keine sehr große ist, zum anderen Teil aber kam es ganz sicher daher, daß die physikalische Indifferenzzone nicht konstant war. Leider standen mir keine Mittel zur Verfügung, die Gasschwankungen auszuschalten; und wenn auch zwei in der Form möglichst gleiche Glühstrümpfe ausgewählt wurden, so war es doch nicht möglich, die physikalische Indifferenzzone in derselben Linie zu erhalten. Der höchste Wert, den die physiologische Indifferenzzone erreichte, war 9 cm, der niedrigste 6 cm. An den Grenzen dieses Gebiets wuchsen die Keimlinge in mehr oder weniger schräger Richtung zum Licht, nur wenige, unempfindliche senkrecht dazu. Einige wuchsen bereits hier vom stärkeren Lichte weg, eine Richtung, die alle außerhalb des Übergangsgebietes liegenden einschlugen. — Ich habe diese Versuche in etwas modifizierter Form wiederholt, indem ich die Eier nicht

1) Während dieser Zeit hat das Licht, wie wir sahen, keinen Einfluß auf die Eier.

2) Die eckigen Klammern bedeuten, daß die beiden entsprechenden Versuche gleichzeitig in 2 übereinanderstehenden Gefäßen angestellt wurden.

gleichzeitig von beiden Seiten beleuchtete, sondern die einseitiger Beleuchtung ausgesetzten Gefäße von Viertel- zu Viertelstunde um 180° drehte. Die 2 cm langen Kulturschalen waren bis zur 9. Stunde nach der Befruchtung der Eier dunkel gehalten worden, von da an wurden sie 5 Stunden lang in der eben angegebenen Weise beleuchtet, darauf wieder verdunkelt. Als Lichtquelle diente das Tageslicht eines Nordfensters. Als Resultat ergab sich, daß in einem Gefäß 78 %, in dem anderen 76 % der Eier senkrecht zur Einfallsrichtung des Lichtes gekeimt hatten. Häufig beobachtete ich bei all diesen Versuchen Keimlinge mit zwei gegenüberliegenden Rhizoiden, in zwei Kulturen waren deren 6 % vorhanden. Diese waren immer so orientiert, daß ihre Längsachse mit der Lichtrichtung einen rechten Winkel bildete. Da derartige abnorme Keimlinge oft auch, wenngleich in weit geringerer Zahl in den dunkel gehaltenen Kontrollkulturen auftraten, so möchte ich es noch nicht für absolut sicher halten, daß die Bedingungen des Versuchs ihre Entstehung verursucht haben.

Daß niemals alle oder nahezu alle der in der physiologischen Indifferenzzone liegenden Keimlinge senkrecht zur Richtung der Lichtstrahlen keimten, sondern einige immer eine mehr oder weniger schiefe Lage dazu einnahmen, ist wohl zum Teil eine Folge davon, daß bei einigen Eiern die Wirkung der inneren Bedingungen überwiegt und diese sich ähnlich wie die im Dunkeln keimenden verhalten. Auch bei dauernder einseitiger Beleuchtung beobachtet man ja solche Fälle [1]), allerdings gewöhnlich in nicht so großer Zahl. Das mag daher rühren, daß im obigen Versuche die Versuchsbedingungen nicht so präzise sind und schon geringe Reflexionen und Beschattungen einen störenden Einfluß ausüben können. Es muß auch daran erinnert werden, das bei Gegenbeleuchtung die Zone des Eies, die theoretisch kein Licht empfängt, ein Kreis ist, während bei einseitiger Lichtwirkung ein Punkt am wenigsten Licht erhält. Dadurch kommt es, daß man oft Keimlinge sieht, die nach oben wachsen. Diese fallen natürlich öfter um und kommen dadurch in beliebige Richtungen zu liegen.

Wir sehen durch diese Versuche das sich schon aus den früher mitgeteilten ergebende Resultat bestätigt, daß die Keimung an derjenigen Stelle des Eies erfolgt, die am wenigsten Licht empfängt.

---

1) Vgl. hierüber K. Rosenvinges und Farmer und Williams' Angaben, a. a. O., S. 640/41.

Hieraus scheint hervorzugehen, daß es nicht die Richtung des Lichts sondern die Intensität der Beleuchtung ist, welche bei der Perzeption die ausschlaggebende Rolle spielt. Die erste Querwand der unter diesen Bedingungen befindlichen Keimlinge stand übrigens, was ebenfalls bemerkenswert ist, parallel zur Strahlenrichtung.

Es müßte interessant sein, zu untersuchen, ob es bei *Fucus* möglich ist, die Keimung durch bestimmte Lichtwirkung ganz zu unterdrücken. Man wird vermuten können, daß dies, wenn überhaupt, dann am ehesten geschehen wird, wenn die Eier allseitig gleich stark beleuchtet werden. Die Erfüllung dieser Bedingung dürfte praktisch am leichtesten dadurch erreicht werden, daß man die gleichzeitige Wirkung der allseitigen Beleuchtung durch eine Summationswirkung ersetzt und die Eier auf einer gleichmäßig rotierenden Scheibe dreht. Da mir kein Klinostat zur Verfügung stand, habe ich diesen Versuch leider nicht ausführen können. Ob ein Analogieschluß mit *Equisetum* zulässig ist, mit dem ja Stahl ähnliche Versuche angestellt hat, müßte erst bewiesen werden, da jedenfalls die Intensität der inneren formativen Kräfte auf das Resultat von großem Einfluß ist.

Indem ich nun dazu übergehe, für die Beurteilung der Frage, wie die Einwirkung des Lichtes zu denken ist, weitere Tatsachen anzuführen, möchte ich zunächst eins hervorheben. Man hat sich diese Wirkung meist so vorgestellt, daß man dem Licht einen richtenden Einfluß auf die Kernspindel zuschrieb und sich nun fragte, wie dieser zustande kommen kann. Sowohl K. Rosenvinge legt hierauf Gewicht, wie auch Giesenhagen[1]), wenn er den wesentlichsten Einfluß des Lichtes in der Drehung des ursprünglich polar gebauten Kernes sieht. Dieser Annahme schließt sich neuerdings auch Küster[2]) an, der auf die Auerbachsche Beobachtung solcher Kerndrehungen und die Untersuchungen von Roux über die Bestimmung der Medianebene des Froschembryos hinweist. Man hat hierbei wohl vielfach die Vorgänge bei *Equisetum* im Auge gehabt und sie mit *Fucus* analogisiert. Nun liegen aber, wie bereits hervorgehoben wurde, die Verhältnisse bei *Fucus* doch etwas anders, was mir vielfach übersehen worden zu sein scheint. Schon im II. Abschnitte dieser Arbeit habe ich darauf hingewiesen,

---

1) K. Giesenhagen, Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche, Stuttgart, 1905, S. 41.

2) E. Küster, Normale und abnorme Keimungen bei *Fucus*, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1906, S. 522 ff.

daß die Eizellen gewöhnlich keimen, ehe der Kern sich teilt [1]). Die erste Scheidewand wird erst gebildet, wenn der Keimschlauch eine nicht unbeträchtliche Länge erreicht hat. Sie steht senkrecht zur Richtung des gerade fortwachsenden Rhizoids, gleichgültig ob die Keimung bei Licht oder im Dunkeln stattgefunden hat.

Hieraus geht hervor, daß zwischen dem Anlageort des Keimschlauchs und der Richtung der Kernspindel eine korrelative Beziehung besteht. Was aber das primär induzierte ist, darüber folgt zunächst noch nichts. Nur insofern als dieser Anlageort schon längere Zeit vor der Zellteilung determiniert ist, würde es vielleicht näher liegen, ihn als das primäre anzusehen. Man hat nun meist stillschweigend vorausgesetzt, daß die Kernteilungsrichtung zu der Polarität der Zelle in engster Abhängigskeitsbeziehung stehe. Alle eben erwähnten Ansichten gehen von dieser Vorstellung aus. Sie gehen sogar vielfach noch weiter und nehmen an, daß die Richtung der Kernspindel resp. des polaren Kerns das ursprüngliche, die Polarität der Zelle eine Folge davon sei. Meiner Ansicht nach bedarf dies umsomehr einer Begründung, als es tatsächlich vorkommt, daß die erwähnte Beziehung zwischen beiden Vorgängen eine ganz andere ist, ohne daß die Wirkung des Lichtes auf das Austreiben des Rhizoids dadurch eine Änderung erfährt. Ich erinnere an folgendes: Es kommt öfter vor, daß die erste Querwand eine schiefe Lage einnimmt und der Keimschlauch trotzdem genau an der Schattenseite hervorsproßt. Dieses Verhalten habe ich besonders bei der Untersuchung der höheren Temperatur auf die Keimung beobachtet. Ich brachte Eier von *Fucus serratus* zwei Stunden nach der Befruchtung in den auf 25° angeheizten Thermotaten, der an einer Seite durch eine Glastür verschlossen war, und beleuchtete die Kulturen durch eine in $^3/_4$ m Entfernung aufgestellte Auerlampe. Nach 24 Stunden wurden die Eier wieder in Zimmertemperatur (15°) gebracht und weiter einseitig beleuchtet. Die Untersuchung am nächsten Tage ergab, daß eine große Anzahl der Eier gekeimt, viele sich nur geteilt hatten; von ersteren wuchsen

1) Vgl. hierzu auch Farmer und Williams, a. a. O., S. 640: „In normal cases the rhizoid rudiment appears, the oospore becoming pearchaped, the nucleus then divides and shortly afterwards the first division wall is found at right angles to the long diameter of the sporeling." In Thurets Kulturen scheint allerdings die Keimung meist der Teilung gefolgt zu sein, doch hat er auch das umgekehrte Verhalten beobachtet. Da Thuret seine Untersuchungen in der Bretagne angestellt hat, so dürfte wohl die höhere Temperatur der Grund dieses Verhaltens gewesen sein (vgl. Abschn. III dieser Arbeit).

76 % in der Lichtrichtung und darunter befanden sich mehrere, bei welchen die erste Quermembran eine zur Keimschlauchrichtung schräge Lage einnahm (vgl. Fig 8 *a*). Auch die zweite Wand wurde oft abnorm angelegt, wie Fig. 8 *b* zeigt[1]). Es scheint danach also, als ob durch die höhere Temperatur die Beziehungen zwischen Keimschlauchanlage und Teilungsrichtung gelockert wären. Trotzdem wird die Polarität der Zelle in normaler Weise bestimmt.

Auch Rosenvinge und Küster haben derartige schiefgerichtete Querwände beobachtet, trotzdem hält letzterer daran fest, daß „beim typischen Verlauf der Furchung sich mit der Bildung der ersten Querwand die „Entscheidung“ über das Entwicklungsschicksal der beiden Eihälften verbindet“. Wie ich schon betont habe und wie auch aus Winklers Versuchen hervorgeht, ist diese Entscheidung schon früher gefallen. Bei der Diskussion der



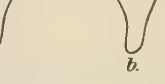






Fig. 8. Erklärung im Text. Fig. 9. Erklärung im Text.

eben genannten Abnormitäten sieht sich Küster zu der Annahme veranlaßt, „daß die Faktoren, welche das lokale, zur Rhizoidbildung führende Wachstum bestimmen, nicht schlechterdings dieselben sind wie diejenigen, welche der Kernspindel der ersten Querwand die Richtung geben“. Hierüber kann gewiß kein Zweifel sein. Sollte das aber nicht dafür sprechen, daß der primäre Einfluß des Lichtes sich auch bei normalen Eiern direkt auf das Plasma erstreckt, in diesem die Polarität induziert, also den Ort, an welchem die Rhizoidbildung stattfindet, determiniert, und daß erst als Folge dieser Determinierung die Kernspindel eine der Lichtrichtung parallele Lage einnimmt, weil gewöhnlich zwischen diesem spezifisch charakterisierten Plasmabezirk und dem Kern enge korrelative Beziehungen bestehen? Nach dieser Auffassung wäre bei schief gerichteter erster Querwand eine Störung dieser Beziehungen anzunehmen, die mit dem polaren Bau an sich nichts zu tun haben, und die Schwierigkeiten, die sich aus der Durchführung derjenigen Ansichten ergeben,

1) Vgl. auch S. 683.

welche dem Kern bei diesen Vorgängen die dirigierende Rolle zuschreiben, fallen weg.

Es kommt, wie wir sahen (Abschn. III), auch öfter vor, daß gekeimte Eier sich in der Mitte treffende, um 120° divergierende Wände und drei Kerne besitzen (Fig. 9*a*). Bei einem Ei von *Fucus serratus*, das sich auf diese Weise geteilt hatte, lag sogar eine Wand in der Längsachse des Keimschlauchs und teilte diesen in zwei Teile (Fig. 9*b*).

Was nun übrigens das von Küster zitierte Beispiel Roux' betrifft, wonach beim Froschei die erste Teilung gewöhnlich in der Kopulationsrichtung von Spermakern und Eikern erfolgt, so ist das für die Erklärung der Kräfte, die die Kernspindel richten, von hohem Interesse, ist aber für die Symmetrie der Gestaltung des sich entwickelnden Embryos, denn darauf kommt es hier doch an, keineswegs notwendigerweise ausschlaggebend, denn wir wissen, daß die Medianebene des letzteren oft auch mit der zweiten, in einem Drittel der Fälle sogar mit gar keiner der Furchungsebenen zusammenfällt[1]). Fänden also bei *Fucus* derartige Kerndrehungen wirklich statt, so wären wir meines Erachtens in der eigentlichen Erklärung des Problems der Polarität noch um nicht viel weiter, ehe nicht gezeigt wäre, daß wirklich die spezifische Differenzierung des Plasmas vom Kern ausgeht. Es scheint mir darum, ehe Kerndrehungen bei *Fucus* nicht nachgewiesen sind, vorläufig ratsamer, von der einfacheren Vorstellung, daß das Licht in erster Linie das Plasma beeinflußt, auszugehen, das auch deshalb, weil schlechterdings nicht einzusehen ist, weshalb der Kern eine absolut fixierte Polarität besitzen muß, während wir doch wissen, daß diese im Plasma durch äußere Bedingungen veränderlich ist[2]).

Wir haben uns jetzt die Frage vorzulegen, ob die korrelative Beziehung zwischen der Anlage des Rhizoids und der Kernteilung erst mit der Keimung induziert wird, oder schon vorher besteht. Darüber geben Versuche Aufschluß, die schon im II. Abschnitte kurz mitgeteilt worden sind. Dort wurde nämlich gezeigt, daß man befruchtete Eier durch Übertragung in hypertonisches Seewasser verhindern kann, Rhizoiden zu treiben, ohne daß die Teilung ausgeschlossen wird. Bringt man nun solche, im Drei- oder Vierzellenstadium befindliche Eier, die bis dahin im Dunkeln gehalten wurden,

---

1) Vgl. Morgan, Regeneration, 2. Aufl. (deutsch) v. Moszkowski, 1907, S 348.

2) Über die Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Kern- und Zellteilung, vgl. auch Pfeffer, Physiologie, Bd. II, S. 44 ff. u. S. 146.

zurück in hypotonisches Seewasser und setzt sie einseitiger Beleuchtung aus, so zeigen die austreibenden Rhizoiden an, daß die Polarität in den Eiern schon induziert war und das Licht keinen Einfluß mehr hat. Das Austreiben erfolgt, nachdem noch einige Teilungen stattgefunden haben, nach Richtungen, die zu der des Lichtes in keiner Beziehung stehen. Gewöhnlich bilden sich unter solchen Umständen mehrere Rhizoiden an einem Keimling, die natürlich infolge ihres negativen Phototropismus alsbald in der Lichtrichtung wachsen. Wenn wir die obigen Erwägungen berücksichtigen, so ist die plausibelste Erklärung dieser Erscheinung wohl die, daß der Kern zum polaren Bau des Plasmas, noch ehe die Keimung stattgefunden hat, in enger Abhängigkeitsbeziehung steht, daß letzterer die Teilungsrichtung des Kerns auch dann bestimmen kann, wenn die Hervorsprossung des Rhizoids unterdrückt wird. Mit derselben Erklärung steht es in Einklang, daß Eier, die durch höhere Temperatur oder Konzentration am Keimen verhindert wurden, die erste Teilungswand meist senkrecht zum Lichte stellen. Die Teilung findet ja hier erst viel später als unter normalen Bedingungen statt, und es ist anzunehmen, daß zu dieser Zeit die Polarität in der Zelle schon induziert ist. Werden Eier, welche unter den oben angegebenen Bedingungen kultiviert worden sind, nach der ersten oder den beiden ersten Teilungen langsam in hypotonisches Meerwasser übergeführt und dann von der Gegenseite beleuchtet. so treiben sie nun an der beleuchteten Seite Rhizoiden.

Ich komme nunmehr zu der Frage, wie wir uns im einzelnen die Wirkung des Lichtes vorstellen können. Da werden diejenigen, welche eine stoffliche Veränderung als Ursache formativer Vorgänge für wahrscheinlich halten, geneigt sein, sich der Ansicht von Herbst[1]) anzuschließen, welche auch Winkler[2]) für möglich hält. Hiernach würden durch die Lichtwirkung diejenigen Substanzen, welche die Bildung des Keimschlauchs einleiten, nach der am wenigsten beleuchteten Stelle des Eies getrieben und damit die Polarität bestimmt. Durch die darauf folgende Teilung der gekeimten Eizelle würden diese dann in eine basale und apikale Hälfte gesondert, von denen sich letztere durch den Mangel „rhizoidbildender Substanzen“ auszeichnen würde. Wenn das richtig ist, so wäre zu vermuten,

1) C. Herbst, Biol. Zentralbl., a. a. O., S. 732.

2) H. Winkler, Einfl. äuß. Faktoren auf d. Kernteilung von *Cytosira barbata*, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1900.

daß die letztere Zelle nicht imstande ist, einen Keimschlauch zu treiben[1]).

Es lag also nahe, zu untersuchen, wie sich die apikale Zelle verhält, wenn man die Rhizoidzelle abtötet. Um dies zu erreichen, kann man auf verschiedene Weise verfahren. Ich versuchte zuerst, die Operation mit einer heißen Nadel auszuführen. Diese Methode ist, wenn man mit ihr bei einiger Übung auch sicher zum Ziele kommt, doch recht langwierig und mühevoll. Aus diesem Grunde bediente ich mich bei meinen Versuchen ausschließlich einer anderen, die es gestattet, momentan eine beliebig große Zahl der Keimlinge in der gewünschten Weise zu verletzen. Wenn man nämlich das Meerwasser, in dem sich die Keimlinge befinden, durch Zugabe von destilliertem oder Brunnenwasser (natürlich bei ständiger Kontrolle unter dem Mikroskop) plötzlich soweit verdünnt, daß der Salzgehalt auf ein $1/3$ seines ursprünglichen Wertes (also auf 10—12 ‰) herabgesetzt wird, so sieht man, wie augenblicklich die Keimschläuche an der Spitze platzen und ein Teil ihres Inhaltes sich entleert. Die Wand der apikalen Zelle, welche letztere von der Basal-(Keimschlauch)-Zelle trennte, rundet sich dann ab und wenn man sogleich beginnt, langsam normales Meerwasser zufließen zu lassen, so gelingt es leicht, die Apikalzelle am Leben zu erhalten, während die Basalzelle infolge der erlittenen Schädigung schnell abstirbt. Der Grund, weshalb die Basalzelle immer an der Spitze platzt, ist darin zu suchen, daß hier die Wachstumszone liegt, die dort gebildete Zellulose folglich am jüngsten und gegen den durch die Herabsetzung der Konzentration des Außenmediums hervorgerufenen starken relativen Innendruck am wenigsten widerstandsfähig ist. Ob außerdem vielleicht noch der Umstand mitspielt, daß die Basalzelle an sich einen höheren Turgor hat als die Apikalzelle, lasse ich dahingestellt. Es ist zu beachten, daß die Erhöhung des Salzgehalts nach Abtötung der Basalzelle nicht zu schnell erfolgt, da das Volumen der Apikalzelle nach Wegfall des ursprünglich von der Basalzelle ausgehenden Druckes sich natürlich etwas vergrößert und bei plötzlicher Zugabe der konzentrierteren Lösung eine starke Plasmolyse eintreten würde, wodurch natürlich die Zelle geschädigt werden könnte. Läßt man dagegen das Meer-

1) Ich rede hier nur von normal keimenden Eiern; auf die schon von Rosenvinge und Küster erwähnten Doppelt- und Dreifachkeimungen und die Bedingungen der Entstehung dieser Abnormitäten komme ich unten kurz zurück.

wasser sehr langsam zufließen und erhöht die Konzentration zunächst auf $^2/_3$ der ursprünglichen (d. h. auf 20—22 $^0/_{00}$) und dann ganz langsam im Verlauf mehrerer Stunden oder sogar Tage auf 30 $^0/_{00}$, so kann die Zelle ihren Turgor regulieren, behält ihre runde Form und erleidet keinerlei Schädigung.

Die in der Kultur vorhandenen abgestorbenen Plasmareste verfallen natürlich leicht der Zersetzung und bilden für Bakterien einen guten Nährboden. Es ist deshalb unbedingt nötig, das Wasser täglich zweimal zu wechseln. Bei Beachtung dieser Vorsichtsmaßregeln gedeihen die Kulturen aber sehr gut und ich habe sie viele Wochen lang, bis ich die Versuche abbrechen mußte, am Leben erhalten, ohne daß in einigen auch nur ein Keimling zugrunde gegangen wäre.

Die Versuche, die ich anstellte, waren nun folgende:

1. *Fucus vesiculosus.*

2 Stunden nach der Befruchtung wurden die Eier dauernder einseitiger Beleuchtung ausgesetzt (Auerlampe, zwischen dieser und dem Kulturgefäß Wasserkühlung). Die Eier keimten fast alle an der vom Licht abgewandten Seite; nachdem die meisten Keimlinge sich im Zweizellenstadium befanden (andere hatten zwar einen Keimschlauch getrieben, aber die erste Querwand noch nicht angelegt), wurde die Basalzelle bei der Mehrzahl in der oben beschriebenen Weise abgetötet[1]). Darauf wurde die Konzentration wieder langsam erhöht und das Kulturgefäß an seinen alten Platz zurückgestellt, nun aber von der entgegengesetzten Seite beleuchtet. Die Temperatur betrug während des Versuchs 18—20°. Nach $1^1/_2$ Tagen ergab die Beobachtung, daß die Keimschläuche der unverletzt gebliebenen Eier infolge ihres negativen Phototropismus sich alle nach der ihrer ursprünglichen Wachstumsrichtung entgegengesetzten Seite gewandt hatten. Von denjenigen Eiern, die sich zur Zeit der Versuchsanstellung noch im einzelligen Zustand befunden hatten, deren Keimschläuche aber geplatzt waren, waren die meisten abgestorben. Von den übrigen waren dagegen die Apikalzellen fast alle noch am Leben und hatten begonnen, sich zu teilen. Die meisten hatten eine Querwand gebildet, deren Rich-

1) Das Platzen des Keimschlauchs erfolgt natürlich nicht bei allen Keimlingen zugleich. Einige sind gewöhnlich ziemlich widerstandsfähig und es ist ratsam, nicht deren Platzen abzuwarten, sondern die Konzentration vorher langsam wieder zu erhöhen, da sonst der Aufenthalt in der hypotonischen Lösung für die anderen schädigend wirken kann.

tung bei vielen, allerdings durchaus nicht bei allen zu der Lage der ersten Querwand (Mittelwand) des unverletzten Keimlings senkrecht stand. In den folgenden Tagen fanden weitere Teilungen statt, die mit denen der normalen, unverletzten Keimlinge gleichen Schritt hielten. Nach 6 Tagen hatte eine große Anzahl dieser aus den Apikalzellen hervorgegangenen Zellkörper Keimschläuche getrieben. Nach 8 Tagen ergab die Zählung, daß von den verletzten Eiern 80% am Leben waren (die übrigen 20% waren größtenteils die oben erwähnten, bei Ansetzen des Versuchs noch ungeteilten Keimlinge), von denen 64% gekeimt hatten. Um letztere genauer untersuchen zu können, tötete ich sie durch langsames Zufügen von Alkohol ab, ersetzte dann das Meerwasser (in dem sich durch den Alkohol ein weißer Niederschlag bildet) langsam durch Süßwasser und fügte zu diesem eine mit Kalilauge versetzte Kongorotlösung. Die sich rot färbenden Membranen quellen dann, und man kann sehr gut die einzelnen Zellen voneinander unterscheiden, was im lebenden Zustande außerordentlich schwer ist, und den Ursprung der Keimschläuche verfolgen. Einige andere Versuche, die etwas modifiziert wurden, führten zu ähnlichen Ergebnissen, wie aus folgendem hervorgeht.

2. *Fucus vesiculosus.*

Die Versuchsanordnung war dieselbe wie im vorigen Versuch. Der Unterschied bestand nur darin, daß die Abtötung der Basalzellen erst geschah, nachdem sich alle Keimlinge geteilt hatten. Ferner wurde die Beleuchtungsrichtung nach der Verletzung nicht geändert. Es gelang in diesem Versuch, sämtliche Apikalzellen am Leben zu erhalten und zur Keimung zu bringen.

3. *Fucus serratus.*

Die Eier wurden sofort nach der Besamung verdunkelt und 2 Tage unberührt gelassen. Nach dieser Zeit hatten alle gekeimt; die Längsachsen der Keimlinge waren natürlich ganz verschieden gerichtet. Die Keimlinge befanden sich meist im Zweizellenstadium, einige hatten das Dreizellenstadium schon erreicht, nur wenige hatten sich noch nicht geteilt. Darauf wurden sie in die niedere Konzentration gebracht, dadurch in der besprochenen Weise verletzt und wie oben angegeben weiter behandelt. Von denen, die schon im Dreizellenstadium waren, blieben die beiden apikalen Blastomeren erhalten und rundeten sich etwas ab. In einigen Fällen gelang es,

außer der Basalzelle die eine dieser Blastomeren abzutöten und die andere zu erhalten, doch habe ich eine Keimung dieser letzteren bisher leider nicht sehen können. Es ist möglich, daß sie eintreten kann, vermutlich dauert sie aber länger als bei den Keimlingen, bei denen allein die Basalzelle abgetötet wurde. Um genauer beobachten zu können, welche der operierten Keimlinge zu erneuter Keimung kamen, vor allem um zu wissen, ob es solche waren, die im Zwei-, oder solche, die im Dreizellenstadium verletzt worden waren, entwarf ich von mehreren auf der Unterseite des Glasgefäßes bezeichneten Stellen mit dem Zeichenapparat Skizzen, so daß sich die Entwicklung jedes einzelnen Keimlings leicht verfolgen ließ. Die Eizellen setzen sich ja schon mehrere Stunden nach der Befruchtung auf dem Substrat fest, so daß es gänzlich überflüssig ist, besondere Mittel zu ihrer Anheftung in Anwendung zu bringen.

Sofort nach Rückübertragung in die Konzentration von 20 ‰ [1]) wurde die Kultur nun einseitiger Beleuchtung (Auerlampe, Wasserkühlung) ausgesetzt. Nach 8 Tagen hatte die Mehrzahl der verletzten Keimlinge Rhizoiden gebildet. Sie wurden nun abgetötet und in der oben beschriebenen Weise gefärbt.

4. *Fucus serratus.*

Der Versuch wurde in gleicher Weise wie voriger angesetzt. Anstatt nach der Verletzung beleuchtet zu werden, wurde indes die Kultur sofort wieder verdunkelt. Das Ergebnis war genau dasselbe wie in Versuch 3, auch die Zeit, nach der zum ersten Male gekeimte Rhizoiden zu sehen waren, war die gleiche. Nur im äußeren Aussehen der Keimlinge zeigte sich ein geringer Unterschied, indem die dauernd verdunkelten heller gefärbt (etioliert) waren. Das Plasma erschien etwas weniger körnig, was jedenfalls von dem Verbrauch der Nährstoffe herrührte.

5. An letzter Stelle seien hier noch einige Versuche kurz erwähnt, die mit 5—8 Tage alten Keimlingen von *Fucus vesiculosus* und *serratus* angestellt wurden. In diesem Stadium haben die Rhizoiden schon eine beträchtliche Länge erreicht und sind durch schräg verlaufende Zellwände in mehrere Zellen geteilt. Unterwirft man diese Keimlinge derselben Behandlung wie diejenigen der Versuche 1—4, so platzt ebenfalls die basale Spitzenzelle, in diesem Falle also die unterste Zelle des durch schräg verlaufende Wände

1) Die Konzentration 30 ‰ wurde erst im Laufe einiger Tage erreicht.

in mehrere Zellen gegliederten Rhizoids. Bei längerem Aufenthalt in der hypotonischen Lösung kann man auch eine oder zwei der darauffolgenden Zellen zum Platzen bringen, doch ist es nicht aus-

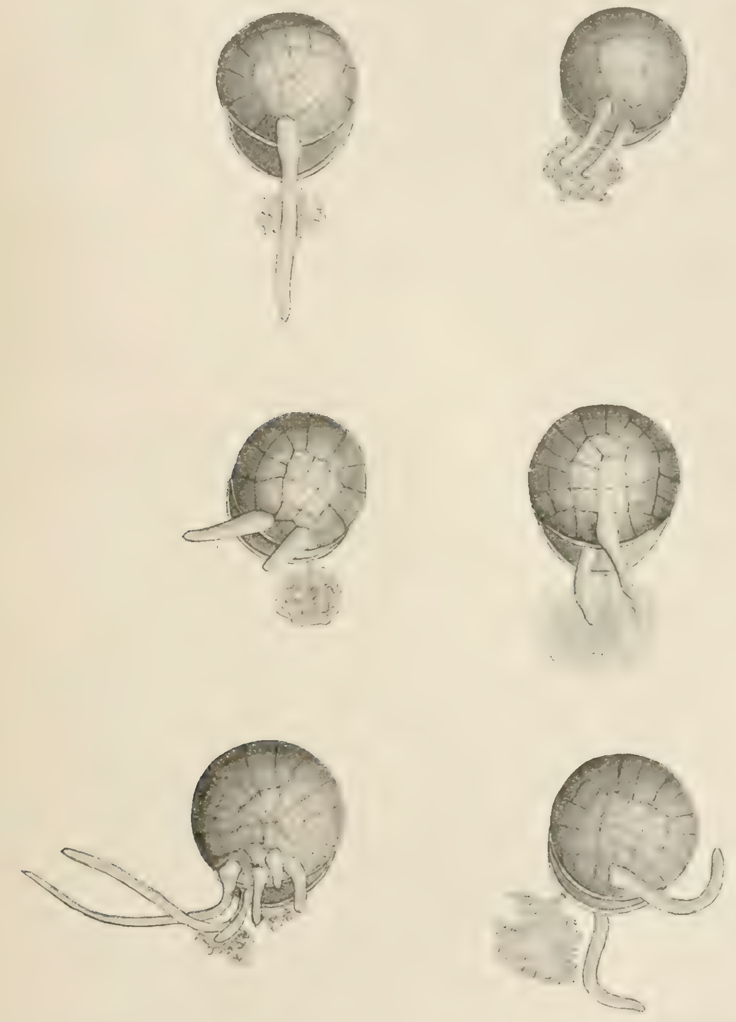


Fig. 10. Regeneration von Rhizoiden aus dem der ursprünglichen Apikalzelle des zweigeteilten Keimlings entsprechenden Zellkomplex. Der Rest der toten, geplatzten Basalzelle und das ausgestoßene Plasma sind noch sichtbar.

geschlossen, daß die Keimlinge dann schon etwas geschädigt werden. Die Weiterentwicklung geschieht hier nicht in der Weise, daß der apikale Zellkörper neue Rhizoiden treibt, sondern daß die über der

abgetöteten Spitzenzelle liegende Zelle nunmehr in Spitzenwachstum eintritt und die Führung übernimmt. Es liegt hier also ein Fall von Regeneration im engeren Sinne[1]) vor.

Überblicken wir nun die obigen Versuche, so stellt sich als deren wichtigstes Ergebnis das heraus, daß die normalerweise als Mutterzelle des Thallus fungierende Apikalzelle unter gewissen Bedingungen zur Rhizoidbildung gezwungen werden kann. Daneben scheinen mir zwei andere Punkte von Wichtigkeit zu sein. Die Betrachtung der Fig. 10 lehrt nämlich erstens, daß in den meisten Fällen mehrere Keimschläuche gebildet werden, zweitens, daß diese Keimschläuche immer an derjenigen Hälfte des Zellkörpers entstehen, welche der abgetöteten Keimschlauchzelle am nächsten liegt, gleichgültig, ob die Keimlinge nach der Verletzung verdunkelt oder nach vorheriger Verdunkelung einseitig beleuchtet waren oder ob sie in der Richtung der ursprünglichen Beleuchtung oder in der entgegengesetzten dauernd beleuchtet wurden.

Ich gehe zunächst auf die oben hervorgehobene allgemeine Frage ein. Die Tatsache, daß die Apikalzelle im Zweizellenstadium befindlicher Keimlinge nach Abtötung der Basalzelle zu keimen imstande ist, spricht meines Erachtens nicht zugunsten der Vermutung von Herbst, welcher, wie schon erwähnt wurde, sich die Wirkung des Lichtes so vorstellt, daß diejenigen Substanzen, die zur Bildung des Rhizoids führen, infolge von negativem Heliotropismus nach der Schattenseite, die, welche zur Bildung des Thallus führen, wegen ihres positiven Heliotropismus zur Lichtseite transportiert werden[2]). Wenigstens wäre, wenn die Theorie zuträfe, doch wohl die wahrscheinlichste Annahme die, daß mit Abtötung der Basalzelle die „keimschlauchbildenden Substanzen" beseitigt wären und die Apikalzelle füglich nicht die Fähigkeit hätte, Rhizoiden zu treiben. Ich will allerdings nicht bestreiten, daß es möglich wäre, durch Hilfshypothesen die Herbstsche Annahme zu retten, doch glaube ich, daß die auf diesem Wege gewonnene Erklärung stets etwas Gezwungenes haben wird. So könnte man z. B. sagen, daß durch den Einfluß des Lichtes nicht alle „keimschlauchbildenden Substanzen" nach der Schattenseite getrieben werden,

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 204.

2) Zwar bezieht sich Herbst mit dieser Annahme nur auf die Stahlschen Experimente mit *Equisetum*-Sporen, er dürfte aber wohl auch die sich analog verhaltenden *Fucus*-Eier dabei im Auge gehabt haben.

sondern ein Teil in dem Bereiche der durch die spätere Kernteilung und Membranbildung abgegrenzten Apikalzelle verbleibt. Wenn das so wäre, dann müßte man das Austreiben des Keimschlauchs an der am meisten beschatteten Stelle durch die Annahme einer dort besonders starken Anhäufung der Substanzen erklären. Das wäre allerdings durch die postulierte negative Phototaxis der Substanzen plausibel zu machen. Größer werden die Schwierigkeiten aber, wenn wir erklären sollen, weshalb die freigelegte Apikalzelle bezw. der aus ihr hervorgegangene Zellkomplex meist mehrere Rhizoiden treibt, wo doch die Menge der rhizoidbildenden Substanzen in ihr nur eine relativ geringe sein kann. Hier müßten wir uns also schon zu der Hypothese flüchten, daß diese Stoffe befähigt sind, sich durch Autoassimilation zu vermehren. Zu alledem kommt nun noch, daß die Existenz der rhizoidbildenden Stoffe selbst weit davon entfernt ist, bewiesen zu sein. Ich würde bekannten Tatsachen widersprechen, wenn ich behaupten wollte, daß Stoffe nicht imstande wären, Reizvorgänge einzuleiten. In dem hier in Betracht kommenden Falle scheint mir jedoch, abgesehen von den eben berührten Schwierigkeiten ihre Annahme schon deshalb von geringem Nutzen zu sein, weil sie weniger geeignet sind, das Problem zu fördern, als es zu verschieben. Das eigentliche Problem würde doch erst beginnen, wenn wir uns vorstellen sollten, wie diese Stoffe nun die Polarität bestimmen; dabei kann es sich aber nur um strukturelle Veränderungen handeln. Es ist hierzu eine gewisse Energiemenge nötig, und ich glaube, es ist, ehe nicht ganz bestimmte Gründe für die Anwesenheit der rhizoidbildenden Substanzen sprechen, zweckmäßiger, anzunehmen, daß das Licht direkt diese Energie liefert.

Behalten wir im Auge, daß es sich bei der Induktion der Polarität und bei der Keimung um Vorgänge handelt, die nach bestimmten Gesetzen verlaufen und an bestimmten Stellen im Plasma lokalisiert sind. Die Gesetze, denen sie unterworfen sind, sind abhängig von den inneren und äußeren Bedingungen, unter denen sich der Organismus (in diesem Falle die keimende Eizelle) befindet. Auch die Lokalisation wird dadurch beherrscht. Verändert sich die Struktur des Protoplasmas, so werden sich auch diese Vorgänge verändern können. Sie werden sich aber ihrer Natur (Qualität) nach keineswegs verändern müssen, sondern der Einfluß der Strukturveränderung braucht nur soweit zu gehen, daß ihre Verlaufsrichtung eine andere wird, daß ihnen andere Bahnen vor-

geschrieben werden. Dieser letztere Fall ist bei *Fucus* verwirklicht. Es ist ganz gleichgültig, ob wir den Eiern an und für sich eine Polarität zuschreiben, die bei der Keimung im Dunkeln zum Ausdruck kommt, oder nicht, jedenfalls muß das Licht in der Weise auf die befruchtete Eizelle wirken, daß diejenigen Vorgänge, welche die Keimung einleiten, an einer ganz bestimmten Stelle lokalisiert werden. Damit dies möglich ist, muß an dieser Stelle die Struktur des Plasmas eine Veränderung erleiden, wodurch sie von ihrer Umgebung unterschieden wird. Der Einfluß des Lichtes kann sich aber nicht allein auf diese eine Stelle erstrecken. Das wird schon verständlich, wenn wir bedenken, daß es eine lange Reihe von Vorgängen, von der Perzeption an gerechnet bis zur Reaktion, ist, die sich aufeinander folgen und darum Einrichtungen geschaffen sein müssen, welche jenen die Tendenz aufprägen, in einer bestimmten Richtung zu verlaufen. Mit großer Wahrscheinlichkeit geht es aber aus der Tatsache hervor, daß die befruchteten Eier auch im Dunkeln und zwar in beliebigen, d. h. für uns nicht kontrollierbaren Richtungen keimen. Das Licht muß also, indem es die Keimung in der Strahlenrichtung veranlaßt, diejenigen Prozesse, die ohne seine Wirkung zur Keimung führen würden, beeinflussen, indem es entweder deren Zustandekommen verhindert oder es so lenkt, daß die Keimschläuche an dem vom Licht abgewandten Pole entstehen. Auch dieser Satz behält natürlich seine Gültigkeit, unbekümmert darum, ob a priori eine Polarität vorhanden ist oder nicht. Da nun das Austreiben des Rhizoids bei Lichtabschluß bei den verschiedenen Keimlingen an ganz verschiedenen Stellen, bei Lichtwirkung aber an einer bestimmt definierten stattfindet, so ergibt sich, daß die Lichtwirkung jedenfalls die ganze Zelle betrifft (ob direkt oder indirekt, ist eine zweite Frage) und dieser eine zunächst labile, kurz vor der Keimung aber schon stabile polare Beschaffenheit aufprägt.

Es verbindet sich mit dieser Annahme durchaus nicht die Forderung, das Plasma als ein absolut starres System aufzufassen. Auch ein festflüssiger Körper kann in dem Sinne eine bestimmte Struktur haben, daß er dem Verlauf verschiedener Vorgänge eine Richtung aufzwingt, und sich so verändern, daß (wie das bei den *Fucus*-Eiern kurz vor der Keimung der Fall ist) es nicht mehr möglich ist, diese Verlaufsrichtung zu variieren. Wenn auch einzuräumen ist, daß in dem körnerreichen Endoplasma regellose

Bewegungen vorkommen können[1]), so besitzt jede Zelle in dem hyalinen Ektoplasma doch eine Substanz, der sehr wohl eine bestimmt definierte Struktur zukommen kann.

Ich möchte das ganz besonders gegenüber den Erörterungen Morgans betonen. Morgan[2]) hält die „Idee einer physikalischen Grundlage der Organisation" für unhaltbar, da das Plasma durcheinandergemischt und die angenommene Ordnung seiner Elemente völlig zerstört werden kann. Er sucht die Polarität durch seine Hypothese der „graduellen Schichtung der verschiedenen chemischen Substanzen, welche das Substrat für die Wirkung der eigentlich formbestimmenden Faktoren bilden", zu erklären und stellt sich vor, daß beispielsweise die Regeneration eines in zwei Teile zerschnittenen Regenwurms, wo am vorderen Pole der Schwanzhälfte ein neuer Kopf, am hinteren Pole der Kopfhälfte ein neuer Schwanz entsteht, so zustande kommt, daß die kopfbildenden Substanzen vom Kopfe nach dem Schwanze zu fortschreitend abnehmen, der der Schnittfläche zunächst gelegene Teil der Schwanzhälfte also im Vergleich zu den übrigen Teilen derselben am meisten kopfbildende Substanzen besitzt und so einen Kopf regeneriert. Dasselbe würde umgekehrt für die schwanzbildenden Substanzen der Kopfhälfte gelten. Diese Vorstellung ist jedenfalls eine sehr rohe. Die einfache Überlegung, daß Kopf und Schwanz doch aus spezifisch verschiedenen, in bestimmter örtlicher Beziehung zueinander stehenden und voneinander korrelativ abhängigen Organen und Gewebearten aufgebaut sind, zeigt, daß man, von organbildenden Substanzen ausgehend, doch auch von diesen verschiedene annehmen und ihnen ferner eine bestimmte Anordnung zuschreiben müßte. Dann hätten wir also die Struktur, die Morgan zu umgehen sucht. — Ganz abgesehen davon, daß die Forderung, daß eine quantitative Verschiedenheit die Ursache einer qualitativen wird, eine keineswegs selbstverständliche ist, kommt noch dazu, daß der von Morgan gegen die Strukturhypothese erhobene Einwand, wenn er zutreffend wäre, seine eigene Hypothese richten würde. Wie steht es denn, wenn wir die Morgansche Betrachtung auf die einzelne Zelle anwenden? Sollten da nicht, da das Protoplasma „durcheinandergemischt" werden kann, auch die organbildenden Stoffe von dieser

1) Keineswegs aber vorkommen müssen! Auch hier könnten bestimmte, mit den Reizvorgängen in ursächlichem Zusammenhang stehende Richtungsbewegungen auftreten. Vgl. dazu auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 636.

2) Morgan-Moszkowski, Regeneration. Leipzig, 1907, S. 378 ff.

Mischung betroffen werden? Und doch wissen wir ganz bestimmt, daß eine einzelne Zelle einen stabilen polaren Bau haben kann. Das gilt von dem sich zur Keimung anschickenden, ungeteilten *Fucus*-Ei, das gilt auch von den einzelnen Zellen eines *Cladophora*-Fadens, wie Miehe[1]) nachgewiesen hat. Bedürfte es dabei noch einer eingehenden Begründung, daß in einem einzelnen Protoplasten ein bestimmter struktureller Bau vorhanden sein muß, dem in vielen Fällen eine große Stabilität eigen ist, so brauchte nur auf die zahllosen Beispiele in der Reizphysiologie der niederen und höheren Organismen hingewiesen werden, die sich nur unter dieser Voraussetzung verstehen lassen.

Daß zum Zustandekommen einer Struktur Lageveränderungen, vielleicht unter Umständen auch größere Wanderungen einzelner Teilchen angenommen werden müssen, ist ganz selbstverständlich. In dieser Beziehung von stofflichen Veränderungen zu reden, kann natürlich kein Widerspruch mit dem eben dargelegten sein. Auch bestimmte Verschiedenheiten der Teilchen, sowohl der Form wie der Beschaffenheit nach müssen vorhanden sein. Das kann aber alles die Einwände nicht beeinträchtigen, die soeben gegen die Morgansche Annahme geltend gemacht wurden, für welche übrigens zum Teil auch die oben im Anschluß an die Hypothese rhizoidbildender Substanzen gemachten Bemerkungen zutreffen.

Ich komme jetzt zur Besprechung des zweiten der oben hervorgehobenen Versuchsergebnisse. Wir sahen, daß nach Abtötung der Keimschlauchzelle ein Austreiben neuer Rhizoiden aus dem der Apikalzelle entstammenden Zellkomplexe erfolgt und daß dies selbst dann an dessen ursprünglichem Basalpol geschieht, wenn die Apikalzelle sofort nach der Operation von dieser Seite beleuchtet wird. Diese Zelle ist also, soweit sich bis jetzt urteilen läßt, stabil polar induziert. Ich habe nie an dem entgegengesetzten (apikalen) Pole Keimschläuche sprossen sehen; natürlich ist es nicht ausgeschlossen, daß dies als vereinzelte Ausnahme vorkommen mag. Ich lasse hier zunächst die Erscheinung, daß an den operierten Keimlingen fast immer mehrere Rhizoiden regeneriert werden, außer acht, da ich darauf unten kurz zurückkommen werde.

Nachdem der Versuch die Befähigung der Apikalzelle zur Wurzelbildung gezeigt hat, haben wir zuerst zu fragen, aus welchem

---

1) H. Miehe, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1905, S. 257.

Grunde dieselbe ausbleibt, wenn die Verbindung der beiden Primärzellen erhalten bleibt. Daß auch in letzterem Falle die „Potenzen“[1]) für die Rhizoidbildung in beiden Zellen vorhanden sein müssen, kann keinem Zweifel unterliegen, es bleibt also als Erklärung nur die, daß von einem einmal gebildeten Keimschlauch Hemmungsreize ausgehen, die einer weiteren Rhizoidbildung entgegenwirken, und durch deren Ausbleiben die „indifferenten Anlagen“ (Vöchting) oder „schlummernden Potenzen“ geweckt werden. Allerdings geschieht dies nicht sofort, die Apikalzelle beginnt, wie wir sahen, vorerst, sich zu teilen, und erst nach Verlauf von 6—8 Tagen beginnt das Hervorsprossen der Rhizoiden. Diese Verzögerung darauf zurückzuführen, daß die Apikalzelle nicht genügend Nährstoffe enthält, um sofort Keimschläuche zu treiben, ist nicht angängig, denn wir sahen ja, daß die Regeneration in verdunkelten Kulturen zu derselben Zeit beginnt, wie in beleuchteten. Es müssen hier also andere Umstände ausschlaggebend sein. Daß die vorübergehende Konzentrationsänderung der Grund ist, erscheint ebensowenig wahrscheinlich. Wenn man nämlich Eizellen, die in konzentriertem Meerwasser, ohne zu keimen, bis zur ersten Teilung fortgeschritten sind, in 1proz. Seewasser überträgt und dann die Konzentration auf 30‰ erhöht, so keimen sie am nächsten Tage. Es will mir daher wahrscheinlicher dünken, daß die ursprünglich von der Basalzelle ausgehende Hemmung noch ziemlich lange nachwirkt und erst allmählich durch die „Aktivierung der Keimungspotenzen“ überwunden wird. Beweisen läßt sich das allerdings ebensowenig wie die andere Möglichkeit, daß der Wundreiz die Keimung irgendwie verzögert[2]). Vielleicht müssen erst komplizierte Regulationen stattfinden, ehe die Keimung eintreten kann.

Diese Bemerkungen können sich nur auf die Keimung selbst beziehen, nicht auf die polare Struktur, denn die muß spätestens von der Verletzung des Keimlings an in der Apikalzelle stabil vorhanden sein, sonst wäre es nicht möglich, daß die Rhizoiden an der beleuchteten Seite hervorsprossen. Daß die Keimung nicht einzutreten braucht, obwohl die Polarität längst fixiert ist, das haben ja Versuche bewiesen, bei denen erstere eine Zeitlang durch hypertonisches Meerwasser verhindert wurde, während sich die Versuchsobjekte im Dunkeln befanden. Die Eier keimten bekanntlich nach

---

1) Dieser Ausdruck ist im Sinne von Klebs zu verstehen.

2) Hierüber s. auch S. 712.

Übertragung in normales Seewasser bei einseitiger Beleuchtung in ganz beliebigen Richtungen.

Es ist somit durch obiges Ergebnis die Annahme wahrscheinlich gemacht, daß nach einmal stattgefundener stabiler Induktion der Polarität in der noch ungekeimten Zygote jede Zelle des jungen Keimlings einen polaren Bau besitzt und damit hätten wir einen Fall realisiert, der theoretisch schon bei anderen Pflanzen postuliert worden ist. Ich brauche hier nur an Vöchtings allbekannte Untersuchnngen zu erinnern.

Ich darf hier indessen einige Einwände nicht übergehen, die dagegen erhoben werden könnten. Als erster ist die Möglichkeit eines Kontaktreizes, der von dem der Apikalzelle anliegenden toten Plasmarest der Basalzelle ausgeübt werden könnte, anzuführen. Diese Möglichkeit erscheint mir aus folgendem Grunde ausgeschlossen. Bei der Keimung normaler Eier ist eine solche Kontaktwirkung niemals zu erkennen. Sie müßten dann alle nach der Unterlage zu, auf der sie liegen, keimen; das ist aber keineswegs der Fall. Auch wenn sie seitlich irgend einem Körper anliegen, so hat diese Berührung, sofern von diesem Körper nicht andere, die Polarität induzierende Reize ausgehen[1]), keinerlei Einfluß auf die Keimungsrichtung. Daß also eine solche Kontaktwirkung bei den verletzten Keimlingen sogar entgegen der Wirkung des Lichtes stattfinden sollte, erscheint danach ausgeschlossen.

Zweitens wäre an eine chemische Reizung, die von dem abgestorbenen Plasmarest ausgehen könnte, zu denken. Um darüber Aufschluß zu erlangen, habe ich folgenden Versuch angesetzt. Befruchtete Eier werden durch Übertragen in stark verdünntes Meerwasser abgetötet und zu einer Kultur soeben befruchteter Eier gemischt, so daß fast jedes lebende Ei direkt neben ein oder mehrere tote zu liegen kam. Es zeigte sich keinerlei Beeinflussung der Keimungsrichtung von seiten der abgetöteten Eier. Auch dieser Einwand kann somit wohl als abgetan gelten.

Der dritte Einwand betrifft den traumatischen Reiz, der bei der Abtötung der Basalzelle auf die Apikalzelle ausgeübt wird. Diesen Einwand zu beseitigen ist mir nicht gelungen, da ich die diesbezüglichen Versuche leider abbrechen mußte, ehe sie ein definitives Resultat ergeben hatten. Wenn ich trotzdem mehr zu der Annahme neige, daß auch dieser Reiz nicht polaritätsbestimmend

1) Hierüber ist Abschnitt V zu vergleichen.

wirkt, so geschieht das aus folgenden Gründen. Einmal müßte angenommen werden, daß der traumatische Einfluß sehr intensiv wäre, da auch die sehr starke Lichtwirkung einer 20 cm entfernten Auerlampe nicht hinreicht, ihn zu überwinden. Zwar ist ja nicht gesagt, daß Wundreiz und Lichtreiz in gleicher Weise perzipiert werden müßen, sie müßen aber doch allermindestens das Endglied der Reizkette gemeinsam haben. Mehr als dies scheint mir folgende Überlegung zu sagen. Wir sahen oben, daß bei der Induktion der Polarität durch das Licht dieses nicht nur einen bestimmt umschriebenen Bezirk, sondern jedenfalls das ganze strukturfähige Plasma beeinflussen muß. Dies werden wir uns am einfachsten so vorstellen können, daß eben die ganze Zelle eine polare Struktur erhält und infolgedessen jeder Teil derselben, wenn er isolierbar und keimfähig wäre, sein oder seine Rhizoiden an der Stelle bilden müßte, welche ursprünglich dem Basalpole zugekehrt war. Daß diese polare Struktur mit der Querteilung der Eizelle durch die Mittelwand aufgehoben werden sollte, ist nicht anzunehmen, denn es hat sich aus Versuchen ergeben, daß die Apikalzelle sie trotz mehrfacher Teilungen beibehält. Es wäre demnach der polare Bau der isolierten Apikalzelle als eine Folge des ursprünglich dem Ei induzierten sehr wohl denkbar.

Nunmehr ist noch eine dritte, oben bereits angeführte Frage zu erledigen. Wie erklärt es sich, daß aus dem Apikalzellenkomplex mehrere Keimschläuche hervorsprossen? Ich ziehe es vor, die Frage gleich allgemein zu fassen und diejenigen Fälle mit einzubegreifen, in denen bei unverletzten Eizellen ebenfalls eine Entstehung zahlreicher Rhizoiden hervorgerufen wurde.

Bereits Thuret[1]) hat beobachtet, daß bei *Pelvetia* und *Himanthalia* normalerweise mehrere Rhizoiden entstehen. Später haben darauf auch Kolderup Rosenvinge[2]) und Oltmanns[3]) hingewiesen. Die genannten Forscher haben auch bei *Fucus*, namentlich *Fucus serratus* in Ausnahmefällen ein ähnliches Verhalten gesehen, auch Farmer und Williams[4]) teilen entsprechende Beobachtungen mit. Neuerdings hat Küster wieder die Bildung von 2—3 Rhizoiden bei *Fucus platycarpus* und *serratus* beschrieben. Ihm ist es auch gelungen, durch längere

---

1) Thuret et Bornet, Etudes phycologiques, Paris, 1878.

2) K. Rosenvinge, a. a. O., S. 31.

3) Oltmanns, Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen, 1889, S. 24.

4) Farmer und Williams, a. a. O., S. 641.

Einwirkung einer hypertonischen Lösung den Prozentsatz derselben bis auf 15 zu steigern. Ich habe bereits im II. Abschnitte dieser Arbeit mitgeteilt, daß ich zu meinen Resultaten auf ähnlichem Wege gelangt bin. Der Prozentsatz der Keimlinge mit mehreren Rhizoiden war aber in meinen Kulturen durchgehends höher und betrug bis 70. Auch war die Zahl der Keimschläuche sehr oft beträchtlich größer; mehrfach konnte ich deren 12 beobachten. Hervorheben muß ich hierbei, daß sich immer eine Polarität deutlich geltend machte. In der weitaus größten Mehrzahl der Fälle sproßten alle Keimschläuche von einer Seite des Keimlings aus. Sehr selten sah ich, daß unter vielen einer am entgegengesetzten Pole lag. Niemals war aber die Verteilung eine derartige, daß, wenn eine größere Anzahl Rhizoiden vorhanden war, diese etwa einigermaßen gleichmäßig um den Zellkörper des Keimlings verteilt gewesen wären, oder daß ungefähr die eine Hälfte an der einen, die andere Hälfte an der anderen Seite gekeimt hätte. Auch bei Eiern, die sich während dreier Wochen in andauernder Teilung befunden hatten und erst dann Rhizoiden bildeten, war die Polarität nicht zu verkennen.

Wie schon Thuret richtig angibt, teilt sich bei *Pelvetia* und *Himanthalia* die befruchtete Eizelle erst mehrfach, ehe die Keimschlauchsprossung beginnt, während bei *Fucus*, wie wir sahen, das Verhalten anders ist. Ob es gelingt, auch jene Formen zur Keimung zu bringen, ehe sie sich teilen, muß ich dahingestellt sein lassen; es wäre möglich, daß man das durch Verringern der Seewasserkonzentration erreichen könnte[1]). Da es mir gelang, auch bei Eiern, bei denen die Rhizoidbildung durch den Aufenthalt in höherer Temperatur gehemmt war, während sie sich geteilt hatten, nachträglich mehrere Keimschläuche zur Entwickelung zu bringen, so glaube ich folgern zu dürfen, daß die Natur des äußeren Reizes bei der Entstehung mehrerer Rhizoiden nicht das Ausschlaggebende ist, daß es vielmehr auf die Reaktion ankommt. Diese besteht nun darin, daß das zeitliche Verhältnis zweier differenter Vorgänge verschoben ist. Beide Vorgänge, Keimung sowohl wie Teilung, werden verlangsamt, erstere aber mehr als letztere, und es kann sogar so-

1) Einen Analogiefall zu dieser Erscheinung bildet die Beobachtung Buchtiens (Entwicklungsgesch. d. Proth. v. *Equisetum*, Bibl. bot., 1887, S. 17), der angibt, daß *Equisetum*-Sporen in einer 3 ‰ Salze enthaltenden Nährlösung einen kugelförmigen Zellkörper bilden, während unter normalen Bedingungen bekanntlich die kleine, uhrglasförmige Zelle der zweigeteilten Spore einen Schlauch treibt.

weit kommen, daß erstere ganz verhindert wird und das befruchtete Ei sich trotzdem teilt. Diese Verlangsamung wird durch Rückübertragung in normale Bedingungen wieder aufgehoben und daher treibt das geteilte Ei Rhizoiden. Je weiter die Teilung fortgeschritten ist, umso größer ist durchschnittlich die Zahl der Rhizoiden; aus diesem Grunde ist anzunehmen, daß ein Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen besteht.

Es dürfte nicht allzu schwer sein, sich von diesem Zusammenhange auf Grund der obigen Erörterungen eine Vorstellung zu machen. Danach gehen von einem Keimschlauch bei dessen Entstehung Hemmungsreize aus, welche der Bildung weiterer Keimschläuche entgegenwirken. Wenn die Keimung zu einer Zeit erfolgt, zu der die Eizelle noch ungeteilt ist, so kann sich hier die Hemmung leicht nach allen Richtungen fortpflanzen und einen Reizzustand induzieren, der auch dann, wenn nachträgliche Teilungen eintreten, erst nach längerer Zeit ausklingt[1]) und weitere Wurzelbildung verhindert. Ist dagegen die Zelle zur Zeit der Rhizoidbildung schon geteilt, so sind der Fortpflanzung dieser Hemmungsreize mehr Widerstände entgegengesetzt; denn wenn auch Plasmaverbindungen vermutlich eine Kontinuität im ganzen Zellkörper herstellen, so ist doch immerhin die Fortpflanzungsmöglichkeit eine beschränktere. Wenn also die Entstehung der Keimschläuche in der geteilten Eizelle sukzedan erfolgt, und das ist der gewöhnliche Fall, so würden wir annehmen können, daß die von den zuerst entstehenden Wurzelhyphen ausgehenden Hemmungsreize, wenn sie die übrigen Zellen erreichen, nicht stark genug sind, um hier das Austreiben weiterer Rhizoiden auszuschließen.

Alles dies hätte natürlich „im Rahmen der Polarität“ zu geschehen. Nun kommt es aber, wie schon Rosenvinge mitgeteilt und abgebildet hat, vor, daß befruchtete Eizellen an zwei gegenüberliegenden Stellen Keimschläuche treiben und die Mittelwand sich dann senkrecht zur Längsachse stellt, also zwei Keimschlauchzellen trennt. Hier haben wir also eine Erscheinung vor uns, die daher kommt, daß der polare Bau der Eizelle nicht in normaler Weise induziert wurde. Auch Farmer und Williams und Küster haben derartige abnorme Keimlinge gesehen, ich habe sie ebenfalls

1) Über den normalen Verlauf der Entwicklung der *Fucus*-Keimlinge vgl. Oltmanns Beitr. z. Kenntn. der Fucaceen, Bibl. bot., 1889, S. 8ff. Danach wächst die einfache Hauptwurzel eine Zeitlang fort, bis aus dem schon zu einem ansehnlichen Zellkörper herangewachsenen Keimling an der Basis mehrere Wurzelhyphen hervorsprossen.

in Kulturen aller drei untersuchten *Fucus*-Arten häufig beobachtet. Am seltensten scheinen sie bei *Fucus vesiculosus* aufzutreten, bei *Fucus platycarpus* und *Fucus serratus* zählte ich mehrfach bis zu 6 %. Wie schon gesagt (S. 695) treten sie besonders in Kulturen auf, deren Eier von zwei Seiten beleuchtet worden waren. Doch reichen meine Versuche nicht aus, um bestimmt behaupten zu können, daß diese Bedingung ihre Entstehung wirklich begünstigt. Ich muß diese Frage noch offen lassen. Interessant wird es übrigens auch sein, die weitere Entwicklung dieser Gebilde zu verfolgen [1]).

Es sei mir am Schluß dieses Abschnittes noch ein kurzes Wort zu der Frage gestattet, ob die Eizelle ursprünglich, d. h. im unbefruchteten Zustand oder kurz nach der Befruchtung, wenn keine polaritätsinduzierenden äußeren Reize auf sie einwirken, polar oder apolar gebaut ist. Schon mehrfach wurde betont, daß unsere gegenwärtigen Kenntnisse eine definitive Entscheidung hierüber nicht erlauben. Ich würde es also für müßig halten, hierüber zu diskutieren, wenn nicht einige Bemerkungen K. Rosenvinges und Giesenhagens mich veranlaßten, einiges hinzuzufügen.

K. Rosenvinge stellt sich die Sache so vor, daß die Eier, während sie noch im Oogonium und in der Mutterpflanze eingeschlossen sind, polar gebaut sind, daß sie aber vor der Befruchtung, wenn sie sich abrunden, apolar werden und daß dann bei der Keimung unter Ausschluß äußerer richtender Faktoren kleine zufällige Unregelmäßigkeiten im konzentrischen Bau das labile Gleichgewicht stören und somit eine Polarität induzieren [2]). In diesem Gedankengange erblickt Giesenhagen [3]) einen logischen Widerspruch. Er sagt: „Man hat sich mit K. Rosenvinge zunächst die Oospore vor der Keimung als einen durchaus regelmäßig gebauten, konzentrischen Körper vorzustellen, der nach keiner Richtung hin in seiner Organisation eine Verschiedenheit aufweist. Erst durch den Einfluß äußerer Verhältnisse wird das labile Gleichgewicht zwischen den Teilen gestört und dadurch die konzentrische Struktur in eine bipolare umgewandelt. Bleibt nun aber der Einfluß der äußeren Verhältnisse ausgeschlossen, so sollen zufällige Unregel-

1) Die Angabe von Farmer und Williams, daß Doppelkeime hauptsächlich bei einseitiger Beleuchtung auftreten, kann ich nicht bestätigen. Auch K. Rosenvinge beobachtete dieselben bei *Fucus* ebensowohl in Licht- wie in Dunkelkulturen.

2) K. Rosenvinge, a. a. O., S. 33/34.

3) K. Giesenhagen, Studien üb. d. Zellteilung, 1905, S. 42.

mäßigkeiten in der konzentrischen Struktur die Umwandlung der konzentrischen Organisation in eine bipolare herbeiführen. Es ist doch nicht einzusehen, woher diese von der Außenwelt unabhängigen Unregelmäßigkeiten kommen könnten, wenn sie nicht schon von Anfang an in der Struktur vorhanden wären. Wenn aber solche Unregelmäßigkeiten, gleichviel ob groß oder klein, in der Struktur immer vorhanden sind — und es unterliegt beim Ausfall der Kulturen unter Ausschluß der Einwirkung äußerer Faktoren keinem Zweifel, daß sie stets vorhanden sein müssen —, so ist auch die Oospore im ruhenden Zustande anisotrop, sie besitzt in der exzentrisch gegelegenen Unregelmäßigkeit eine polare Organisation und ihre Polarität ist eine aus den vorhergehenden Entwicklungsschritten übernommene Eigenschaft. Es bleibt nur die Tatsache bestehen, daß die Orientierung der Pole, welche bei der Keimung unter Ausschluß der äußeren Umstände sichtbar wird, bei *Pelvetia canaliculata* wenigstens in keiner regelmäßigen räumlichen Beziehung steht zu der Orientierung, welche die Zelle in dem Oogonium hat." Hierzu ist folgendes zu bemerken: Daß in der äußerlich zentrisch gebauten Eizelle Unregelmäßigkeiten vorkommen, ist ganz gewiß, und zwar wird das nicht nur eine, sondern es werden viele sein. Ob diese aber den polaren Bau ausmachen, das scheint mir erst sehr des Beweises zu bedürfen. Ich glaube wenigstens, daß der polare Bau doch komplizierter ist, als daß er sich durch kleine, zufällige Unregelmäßigkeiten beeinflussen ließe. Zudem ist gerade diese Zufälligkeit etwas, was sicher nicht in dem von Rosenvinge angedeuteten Sinne zutrifft, denn wir sahen, daß die Entscheidung darüber, an welcher Stelle das Rhizoid angelegt wird, an ein ganz bestimmtes Entwicklungsstadium der Oospore geknüpft ist, und es ist nicht möglich, durch äußerlich herbeigeführte Unregelmäßigkeiten, wie einseitige Beleuchtung, vor diesem Entwicklungsstadium die Polarität zu induzieren. Wenn ich daher die Erklärung Rosenvinges für zu einfach halte, so scheint mir doch der dagegen angeführte Einwand Giesenhagens nicht stichhaltig zu sein. Danach müßte die Polarität von vornherein schon da sein, weil es nicht denkbar ist, daß von der Außenwelt unabhängige strukturelle Veränderungen in der Eizelle plötzlich auftreten. Nicht die a priori vorhandene Existenz der Polarität können wir, meine ich, behaupten, sondern nur die Befähigung zu ihrer Induktion muß gegeben sein. Sich vorzustellen, daß erstere dann nicht nur auf aitiogenem, sondern auch auf autogenem Wege, d. h. bei Konstanz der äußeren Faktoren,

entstehen kann, dürfte keine Schwierigkeit bieten. Wir kennen ja sehr viele Veränderungen in der Reizstimmung (auch diese kann nur in der Struktur beruhen), die bei Konstanz der äußeren Bedingungen erfolgen, so die geotropische Umstimmung des Blütenstiels von *Papaver* nach der Anthese, der Umschlag von positiver Hydrotaxis in negative, die bei den Myxomyceten in einem gewissen Entwicklungsstadium eintritt, ja die ganze Ontogenese eines Individuums kann als eine Kette solcher autogener Veränderungen angesehen werden.

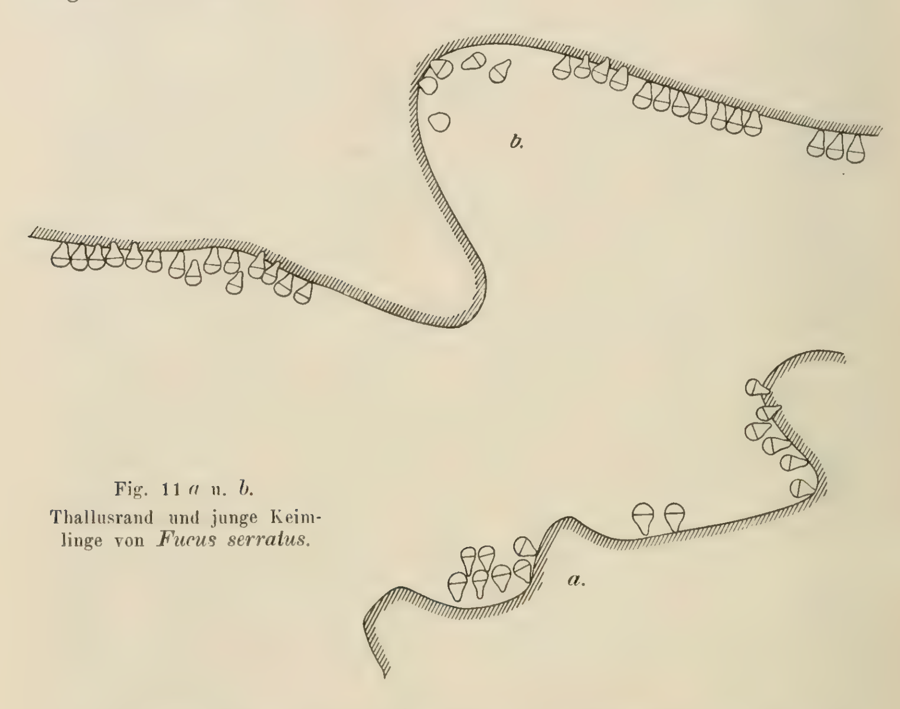


Fig. 11 *a* u. *b*. Thallusrand und junge Keimlinge von *Fucus serratus*.

Ich habe soeben auf die Tatsache hingewiesen, daß die Einwirkung des Lichtes erst von einer bestimmten Zeit nach der Befruchtung an möglich ist und daß sich hieraus ergibt, daß es ganz bestimmte, während der Wirkungszeit sich abspielende Vorgänge sind, in die das Licht eingreift, der Zustand des Eies vor dieser Zeit mithin, da er da nicht in dieser Weise beeinflußt werden kann, ein anderer sein muß. Wir sahen, daß von der 10. oder 11. Stunde nach der Befruchtung an bis zu der Zeit, wo das Licht keinen Einfluß mehr hat, die Polarität mehr oder weniger veränderlich, also in gewissem Sinne labil ist. Nach dieser Zeit ist sie stabil,

vorher kann das Ei nur entweder ebenfalls stabil polarisiert oder apolar sein. Eine labile Polarität in obigem Sinne ist ausgeschlossen. Im ersteren Falle müßten wir eine Verwandlung stabiler in labile Polarität, im zweiten die Induktion labiler, sich später stabilisierender Polarität durch innere oder äußere Faktoren in dem ursprünglich apolaren oder möglicherweise bei der Befruchtung apolar werdenden Ei annehmen. Beide Annahmen wären prinzipiell nicht ausgeschlossen.

V. Chemische Einflüsse.

Wenn man in eine Petrischale flüssigen, etwa $1^1/_2$ proz. Agar-Agar ausgießt, bis der Boden mit einer dünnen Schicht bedeckt ist, darauf kurz vor dessen Erstarren kleine Stücke eines frischen



Fig. 12. Thallusstück von *Fucus vesiculosus* und junge Keimlinge von *Fucus serratus*.

Fucus-Thallus legt, sodaß diese festhaften, dann in das darübergeschichtete Wasser befruchtete *Fucus*-Eier aussät und die ganze Kultur dunkel stellt, so beobachtet man nach Verlauf eines Tages eine eigenartige Erscheinung: alle in der Nähe des Thallus liegenden Eier keimen auf diesen zu (s. Fig. 11). Es ist dabei nicht erforderlich, daß die Eier vorher das Thallusstück berührt haben; auch ist es gleichgültig, welche Lage sie zur Schwerkraft einnehmen, ob sie dem Thallus auf- oder seitlich anliegen. Somit bleibt nur übrig, eine Induktion der Polarität durch irgend welche Stoffe, die vom Thallus aus in das umgebende Medium diffundieren, anzunehmen. Es ist für den Ausfall des Versuchs ferner ziemlich gleichgültig, ob man Thallusstücke und Eier von derselben Art nimmt, oder ob der Thallus von *Fucus vesiculosus* stammt und die Eier von *Fucus serratus* oder umgekehrt (s. Fig. 12). Nur bei Verwendung von *Fucus*

spiralis (Thallus) und *Fucus serratus* (Eier) hatte ich den Eindruck, als ob die Reaktion nicht so präzis wäre, wenngleich auch hier eine deutliche Einwirkung der diffundierenden Stoffe nicht zu verkennen war. Es ist ferner gleichgültig, ob der Rand der Thallusstücke, dem sich die Keimlinge zuwenden, eine Schnittfläche oder die unverletzte Seitenwand des Thallus ist. Es muß sich also um einen (oder mehrere?) Stoff handeln, der durch die Außenmembran diffundieren kann. Außerdem muß das ein Stoff sein, der unter Lichtabschluß im lebenden Thallus produziert wird. Davon überzeugt der folgende Versuch. Tötet man Thallusstücke durch schnelles Erhitzen in einer kleinen Menge Meerwasser ab (der eintretende Tod ist an der plötzlich auftretenden Grünfärbung sofort zu erkennen) und stellt mit diesen den analogen Versuch an, so zeigt sich, daß die Keimlinge ihnen gegenüber unempfindlich sind. Nur in vereinzelten Fällen habe ich Bilder erhalten, aus denen man mit einigem guten Willen eine chemische Reizwirkung herauslesen könnte, da jedoch natürlich ein Teil der Eier immer nach dem Thallus zu keimt, so ist die Grenze, wo die chemische Wirkung angenommen werden muß, sehr schwer zu ziehen. Niemals habe ich jedenfalls Bilder bekommen, die denen glichen, welche sich bei Verwendung lebender Thallusstücke ergaben.

Vermutlich ist diese Erscheinung identisch mit der schon von anderen gelegentlich gemachten Beobachtung, daß befruchtete Eier, wenn sie einander sehr nahe liegen, aufeinander zukeimen. Vermischt man z. B. die Eier, noch ehe sie die Oogonienhäute verlassen haben, mit den Spermatozoiden und läßt dann die Kultur ruhig stehen, so öffnen sich die Oogonien nachträglich, die befruchteten Eier kommen einander sehr nahe zu liegen, und man sieht fast niemals einen Keimschlauch nach der Peripherie zu entstehen, sondern dieselben wenden sich nach dem Innern des Komplexes resp. nach den benachbarten Eiern. Das ist schon Rosenvinge bei *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus* und *Fucus spiralis* aufgefallen. Rosenvinge fand ferner, was ich bestätigen konnte, daß auch einseitige Beleuchtung die Keimungsrichtung in diesem Falle nicht im Sinne der Lichtrichtung zu beeinflussen vermag. Was die Erklärung der Erscheinung betrifft, so nimmt er an, daß es der Sauerstoffmangel im Innern des Eikomplexes ist, der induzierend wirkt. Bei Versuchen im Dunkeln ließe sich das durch den Sauerstoffverbrauch bei der Atmung wahrscheinlich machen. Da aber bei Licht die Erscheinung in unveränderter Form auftritt, so ist hier die Hilfsannahme nötig, daß

in eben befruchteten Eiern die Assimilation nur schwach ist und die Atmung dieselbe überwiegt. Rosenvinge[1]) wurde zu dieser Auffassung durch Versuche geführt, aus welchen er die Wirkung des Sauerstoffs als polaritätsbestimmend schließen zu müssen glaubte. Daß er hierin einem Irrtum verfallen ist, hat schon Winkler[2]) wahrscheinlich gemacht, der die Versuche Rosenvinges kritisiert und nachgewiesen hat, daß bei *Cystosira* dem Sauerstoff die oben genannte Rolle nicht zukommen kann. Ich bin deshalb der Mühe überhoben, das Für und Wider dieser Ansicht nochmals abzuwägen und brauche nur hinzuzufügen, daß ich die Versuche Winklers auch mit *Fucus* wiederholt habe und sie hier bestätigen konnte.

Was nun tatsächlich der Reizstoff ist, müssen spätere Untersuchungen feststellen. Meine, allerdings bisher wenig umfangreichen Versuche sind erfolglos gewesen. Es ist noch hinzuzufügen, daß der betreffende Stoff nicht nur die Polarität induziert resp. richtet, sondern auch die Keimung beschleunigt. In Kulturen, die ich ansetzt hatte, um die Keimungszeit zu messen, zeigte sich, daß diejenigen Stellen, an denen mehrere Eier dicht beisammen lagen, die Hervorstülpung des Rhizoids früher erfolgte als bei den isoliert liegenden. Die Zeitdifferenz scheint nicht sehr konstant zu sein, sie betrug eine bis mehrere Stunden. Auch in dieser Hinsicht ist die chemische Wirkung also der des Lichtes ähnlich. Ein weiterer Berührungspunkt bietet sich in der Betrachtung des tropistischen Verhaltens der Rhizoiden. Im vorigen Kapitel habe ich bereits erwähnt, daß sie negativ phototropisch reagieren. Sie erweisen sich nun ferner als positiv chemotropisch. Man kann das daran erkennen, daß Keimschläuche, die sich im Laufe ihres Wachstums einem im Wasser liegenden Thallusstück nähern, in ihrer Wachstumsrichtung abgelenkt werden und sich diesem zuwenden. Sogar gegen den eigenen Zellkörper sind sie empfindlich. Das zeigte sich bei folgendem Versuch. Eine Kultur befruchteter Eier von *Fucus vesiculosus* wurde bis kurz vor der Keimung einseitig beleuchtet, sodaß ihre Polarität stabil induziert war. Sodann wurde das Versuchsgefäß um 90° gedreht. Die hervorsprossenden Keimschläuche krümmten sich sofort negativ heliotropisch. Bei vielen traten kleine Überkrümmungen ein, die trotz fortdauernder, gleichgerichteter Beleuchtung nicht wieder ausgeglichen wurden, sondern die Rhizoiden

1) Rosenvinge, a. a. O., S. 27.

2) Winkler, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1900.

wandten sich nun dem Zellkörper zu, dem sie entsprungen waren, schmiegten sich ihm an und umwuchsen ihn.

Die Frage, ob die chemische Wirkung und die Lichtwirkung insofern identisch sind, als sie alle Glieder der Reizkette gemeinsam haben, oder ob sie auf verschiedenen Perzeptionsakten beruhen, ist mit dem Vorstehenden noch nicht gelöst. Sie wird sich entscheiden, wenn wir genau die Bedingungen kennen, von denen beide abhängig sind.

Sollte nun vielleicht der Nachweis der gegenseitigen Polarisierung verschiedener Zellen derselben Spezies vermöge ihrer chemischen Qualitäten angetan sein, auf das allgemeine Problem der Polarität einiges Licht zu werfen? Es ist bekanntlich eine unentschiedene Frage, ob bei den höheren Pflanzen die Meristemzellen des Vegetationspunktes polar oder apolar gebaut sind. Vöchting, der schon in seinen früheren Schriften die Ansicht vertreten hat, daß sie stabil polar seien, hat neuerdings[1]) wieder seinen Standpunkt näher präzisiert und die Gründe, die für und gegen seine Annahme sprechen, gegeneinander abgewogen. Er kommt dabei zu dem Ergebnis, daß eine andere Annahme als die der inhärenten Polarität bei höheren Pflanzen auf große Schwierigkeiten stößt. Dagegen neigt Pfeffer[2]) mehr zu der Auffassung, daß die Meristemzellen ursprünglich apolar oder wenigstens labil polar sind, und daß ihnen durch das mit ihnen in Verbindung stehende ausgebildete stabil polare Gewebe immer erst wieder der polare Bau aufgeprägt wird. Es wäre also eine korrelative Beziehung von differenziertem und embryonalem Gewebe anzunehmen. Welcher Art diese sein könnte, darüber äußert sich Pfeffer nicht. Wäre es unter Berücksichtigung der obigen Ergebnisse nicht möglich, daß das neu hinzuwachsende Zellenmaterial durch chemische, von dem differenzierten Gewebe ausgehende Einflüsse polarisiert würde? Da es meiner Ansicht nach noch nicht an der Zeit ist, über diese komplizierten inneren Vorgänge einigermaßen bestimmte Vorstellungen zu entwickeln, so möchte ich diese Annahme nur mit größtem Vorbehalt äußern. Ich verkenne auch nicht, daß ihre Durchführung einige Hilfsannahmen erfordert. So müßten wir voraussetzen, daß die Stoffe, welche die strukturelle Verschiedenheit im letzten Grunde auslösen, vorzugs-

1) H. Vöchting, Über Regeneration u. Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Ztg., 1906, I, S. 101ff.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 193.

weise eine bestimmte Wanderungsrichtung einschlagen [1]). Die Vorstellung, daß alle neu entstehenden Zellen diesem polarisierenden Einflusse unterworfen sind, hat weiterhin zur Konsequenz, daß auch die in den Konzeptakeln gebildeten Geschlechtszellen auf gleiche Weise einen stabil polaren Bau annehmen würden. Da die Eier nun nach der Befruchtung zum mindesten in einem bestimmten Entwickelungsstadium ganz gewiß nicht stabil polar sind, so müßten wir entweder annehmen, daß schon bei ihrer Entstehung Vorkehrungen getroffen sind, welche sie dem polarisierenden Einfluß der Umgebung entziehen (sie stehen bei ihrer Bildung im Oogonium bekanntlich nur in relativ lockerem Zusammenhang mit dem übrigen Gewebe), oder daß sich ihr stabil polarer Bau später (etwa bei der Befruchtung) in einen apolaren bezw. labil polaren verwandelt. Beides wäre, wie schon oben angedeutet wurde, prinzipiell nicht ausgeschlossen.

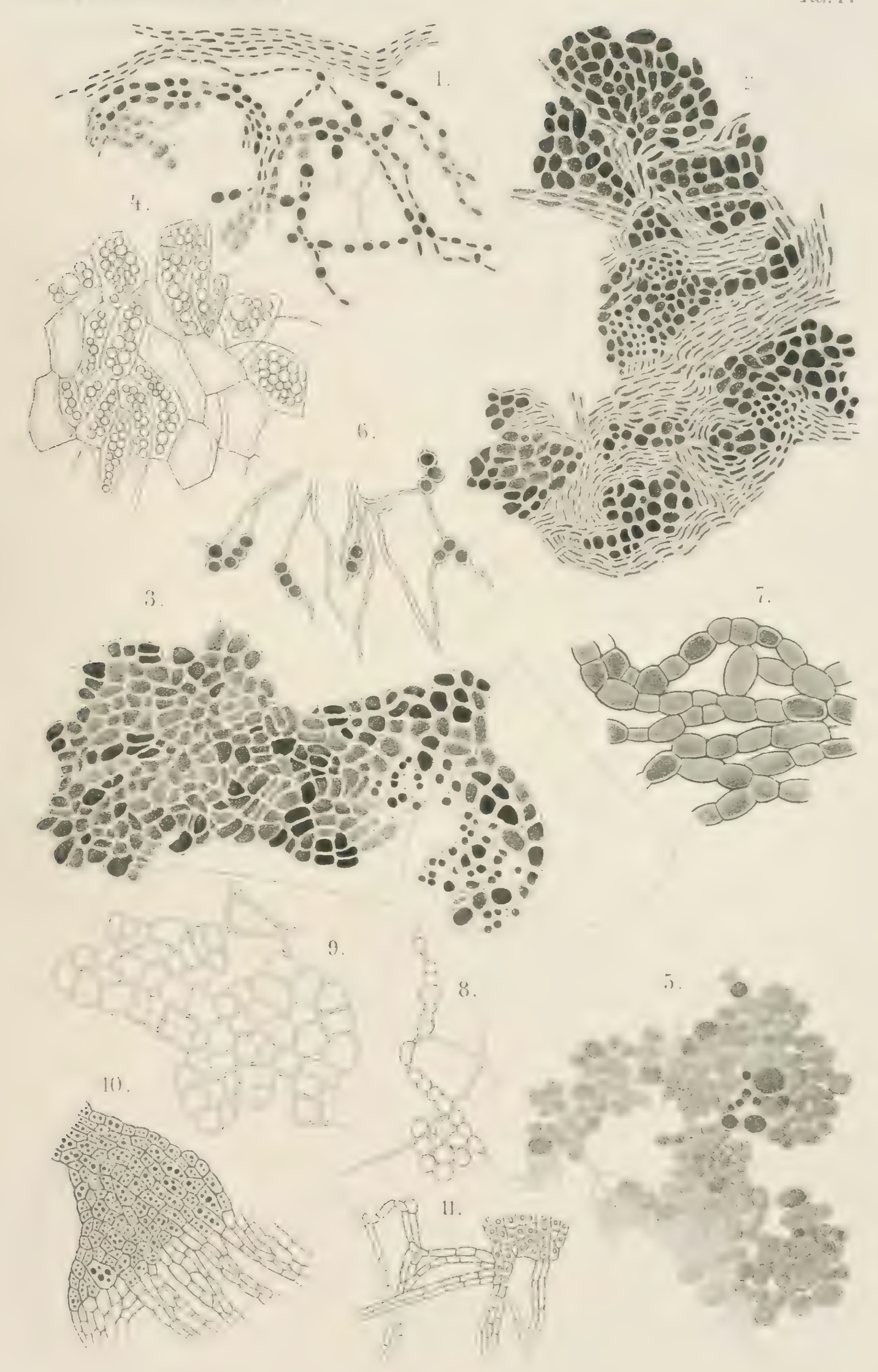
Es bedarf nach dem Gesagten noch einer Begründung, weshalb ich mehr dazu neige, der Pfefferschen Auffassung den Vorzug zu geben. Dabei ist in erster Linie zu betonen, daß beide Ansichten keineswegs in ausgesprochenem Gegensatz stehen. Vöchting polemisiert gegen die Annahme der Apolarität der Meristemzellen bei den höheren Pflanzen und betont mit Recht, daß hierfür positive Belege nicht vorliegen. Er beruft sich unter anderem auf die Kambiumzellen, für die jene Voraussetzung „zu der seltsamen Folgerung führen würde, daß bei den Arten, die nacheinander mehrere Kambiumringe, bald in der sekundären, bald in der primären Rinde, erzeugen, aus apolarem Gewebe polares, aus diesem wieder apolares entstände, und so fort“ [2]). Dieser und andere Gründe führen Vöchting zu dem Ergebnis, daß die Polarität eine erbliche Eigenschaft der höheren Pflanzen ist, und daß die Vorstellung, daß bei einigen (embryonalen) Zellen apolarer Bau vorkommen sollte, auf große Schwierigkeiten stößt. Nun ist aber hervorzuheben, daß auch Pfeffer diesen apolaren Bau keineswegs behauptet, sondern aus den vorliegenden Tatsachen nur folgert, daß die Meristemzellen sich hinsichtlich ihrer Polarität von dem differenzierten Gewebe unterscheiden müssen, indem sie nicht wie jene stabil polar sein können. Wollen wir uns von jeder, auch der kleinsten Über-

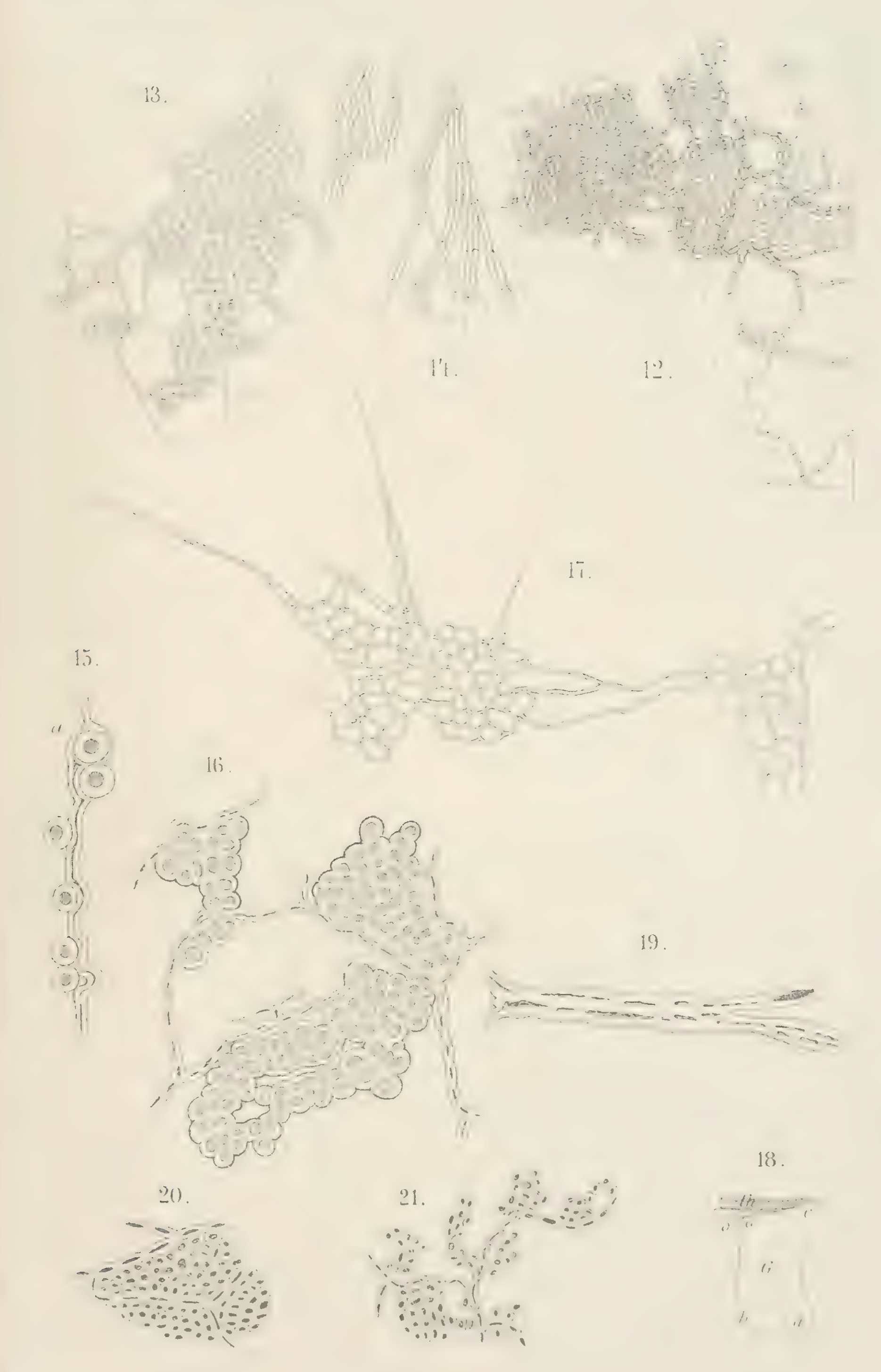
---

1) Es bedarf wohl keiner Auseinandersetzung, daß die Annahme mit der Hypothese der organbildenden Stoffe nichts gemein hat.

2) Vöchting, a. a. O., S. 142.

schreitung des nach unserem jetzigen Wissen als tatsächlich Anerkannten frei halten, so dürfen wir hinzufügen: indem ihr polarer Bau nicht jederzeit und unter allen Umständen dem des fertigen Gewebes gleicht. Mir scheint bei Vöchting diese Unterscheidung zwischen stabiler und labiler Polarität nicht genügend durchgeführt zu sein. Die strukturelle Grundlage beider muß verschieden sein, um eine Vererbung, wie sich Vöchting die Übertragung denkt, im strengen Sinne kann es sich also nicht handeln, denn die Meristemzellen müssen innerlich einen anderen Bau besitzen als die übrigen, und inwieweit diese Verschiedenheiten bei der Annahme labiler Polarität für erstere, stabiler für letztere gehen, das wissen wir nicht. Vorhanden sind sie aber ganz gewiß, und deshalb liegt auch, prinzipiell genommen wenigstens, die Annahme nicht außerhalb des Bereichs der Möglichkeit, daß die Meristemzellen in einem gewissen Stadium apolar sind. Zum mindesten müssen wir aber annehmen, daß in der Natur periodische Umwandlungen von stabil in labil polare Zellen und umgekehrt vorkommen. Ein schönes Beispiel hierfür ist *Fucus*, dessen Eier in einem bestimmten Stadium nach der Befruchtung von äußeren Bedingungen beeinflußbar sind, während nach Ablauf dieser Zeit die Pflanze stabil polarisiert ist. Erst wenn aus deren Eiern wieder Oosporen hervorgehen, wiederholt sich die Erscheinung. Ebenso scheinen sich, soweit sich bis jetzt urteilen läßt, die *Equisetum*-Sporen zu verhalten; das ist deshalb noch von besonderem Interesse, weil hier die Befruchtung ausgeschaltet ist.


1.
2.
4.
6.
3.
7.
9.
8.
5.
10.
11.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


1.
2.
3.
4.
a
b
c
d
e
f
g
h
a
b
c
5.
6.

Taf. III.

7.

a

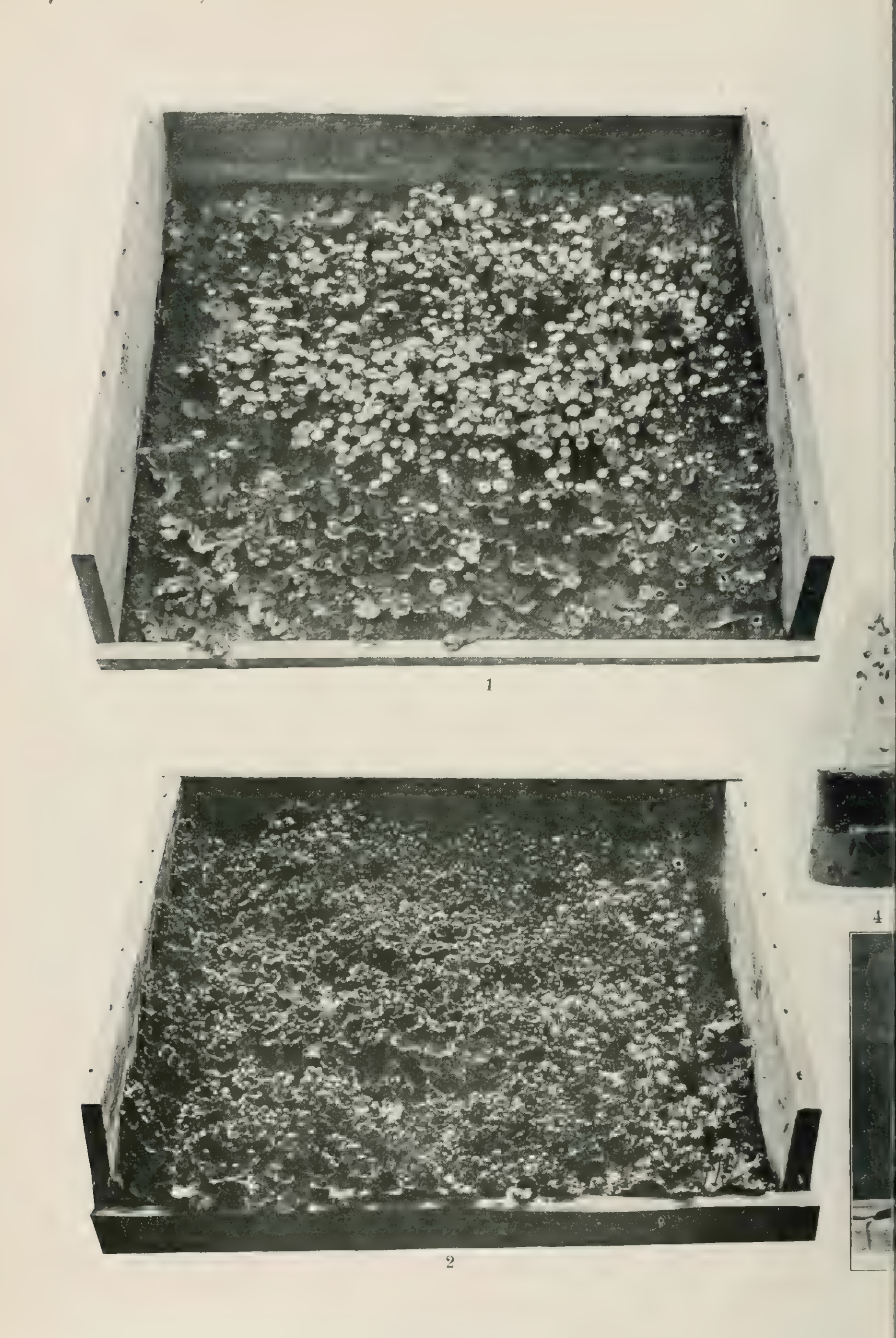
b

8 a

8 b

10.

9.


1
2
4



2 b

3

5

1.

2.

3.

7.

8.

11.

12.

16.

13.

17.

4.

5.

6.

9.

10.

20a.

21.

18.

19.

15.

20b.

22a. 22b. 23a. 23b.

26. 28.

31.

27.

29. 30.

El. Strasburger del.

Taf VI.

24.

25.

33.

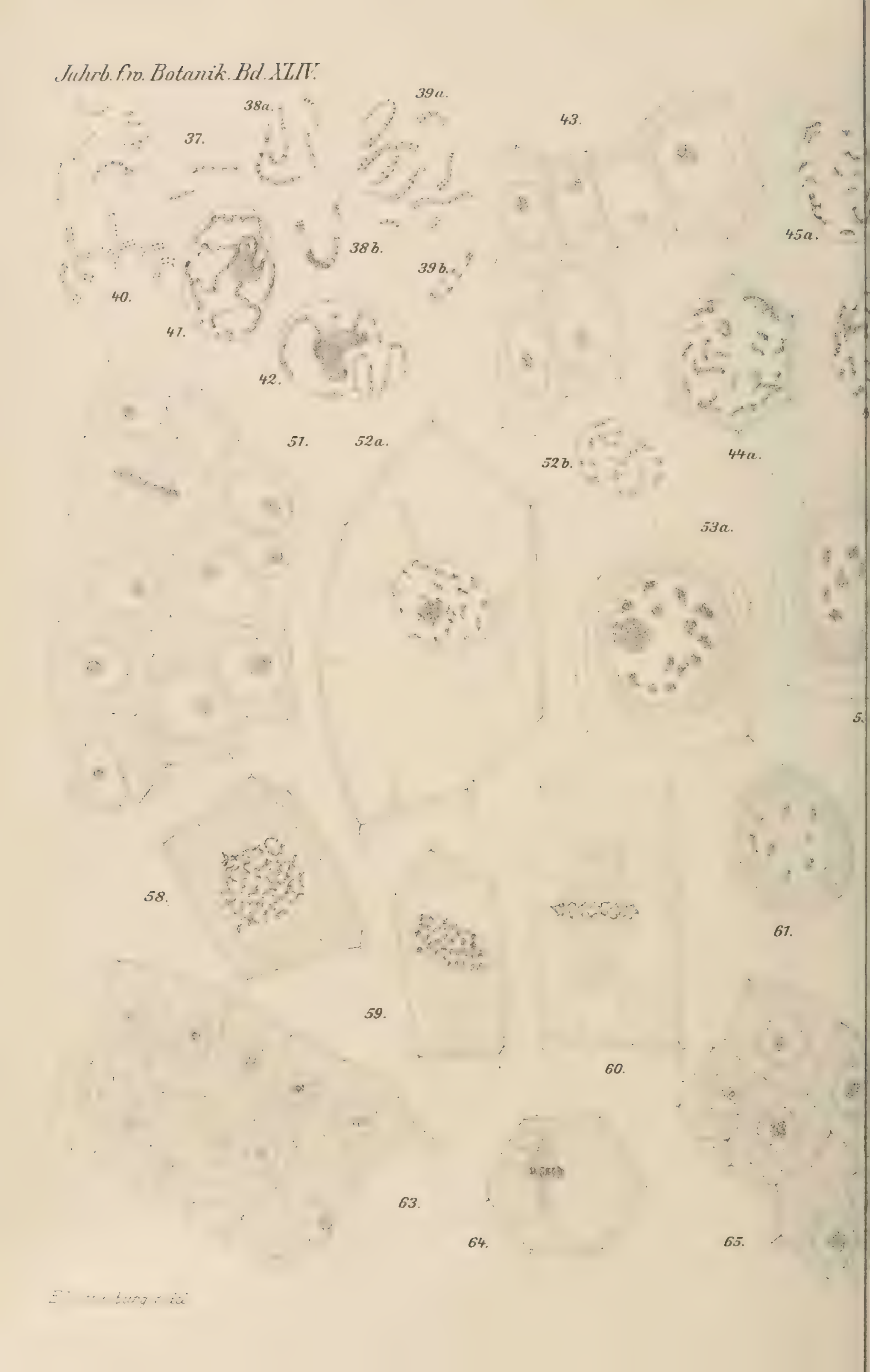
34.

35 b.

35 a.

32.

36.


37.
38a.
38b.
39a.
39b.
40.
41.
42.
43.
44a.
45a.
51.
52a.
52b.
53a.
58.
59.
60.
61.
63.
64.
65.

45 b.

45 c.

47.

46

48.

49.

50 a.

50 b.

54.

57.

70.

62.

55.

56.

66.

68.

71.

69.

67.

E. Laue Lith. Inst. Berlin.




New York Botanical Garden Library
3 5185 00262 8533

